ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 74

5

МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. Г. Кацепко* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 8.02.89. Подписано к печати 10.05.89. М-34109. Формат бумаги $70\times100^1/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.30. Усл. кр.-отт. 14.76.
Уч.-изд. л. 17.53. Тираж 2301. Тип. зак. 1287. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 577.95 : 582.623 (571.65)

М. Т. Мазуренко, Т. А. Москалюк

ОНТОГЕНЕЗ *CHOSENIA ARBUTIFOLIA* (*SALICACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

M. T. MASURENKO, T. A. MOSKALYUK. ONTOGENY OF *CHOSENIA ARBUTIFOLIA* (*SALICACEAE*) IN THE MAGADAN REGION

В онтогенезе *Chosenia arbutifolia* выделено 3 периода, включающие 6 фаз, онтобиоморфы которых резко отличаются друг от друга. Первые 3 онтобиоморфы развиваются в абиотической среде, остальные — в биотической. По мере развития чозения толокнянколистная оказывает большое влияние на формирование собственной среды, и каждой онтобиоморфе отвечает определенная стадия зарастания галечниковых пойм и формирования лесного сообщества. В процессе эволюции чозения выработала ряд приспособительных особенностей, связанных с паводковой деятельностью рек и резкими перепадами температур ее экотопов. Ей свойственно быстрое прохождение фаз онтогенеза, высокая реализующая способность почек и высокая интенсивность смен побеговых систем.

Чозения толокнянколистная *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. — эндемик Восточной и востока Северной Азии с обширным ареалом, протянувшимся от Японских островов и Корейского полуострова на юге до восточной Чукотки на севере. Западной границей ее ареала является р. Лена и оз. Байкал (Макрый, Бардунов, 1977). Этот вид — типичный элемент пойменных лиственных лесов, приуроченный исключительно к песчано-галечниковым отложениям речных долин. На юге Приморья чозения толокнянколистная входит в состав сложных долинных лесов, достигая размеров дерева первой величины. В субарктической зоне, в том числе и в Магаданской обл., она образует в поймах рек как чистые насаждения, так и смешанные — с тополем душистым *Populus suaveolens* Fisch. и лиственницей Каяндера *Larix cajanderi* Mayr. В зоне гипоарктических тундр встречаются небольшие острова чозении толокнянколистной, удаленные от северной границы лесной зоны на сотни километров (Кожевников, 1974; Юрцев, Секретарева, 1983).

Chosenia arbutifolia — дерево, достигающее в оптимальных условиях обитания 30—40 м выс. при диаметре ствола 30—45 см (Колесников, 1937; Юрцев, Секретарева, 1983). Специфической чертой этого вида является строгая приуроченность ее к галечниковым поймам рек. Эта особенность связана с низкой конкурентной способностью, высоким светолюбием и требовательностью к хорошей аэрации почв. На ранних стадиях онтогенеза чозения толокнянколистная растет на бедных, но хорошо дренированных субстратах. При малейшем заиливании галечники заселяются другими видами. В Магаданской обл. это, например, различные виды ив и тополь душистый (Стариков, 1958; Егорова, 1983). Развитие чозении толокнянколистной возможно только в условиях интенсивнопромывного режима аллювия и отсутствия многолетней мерзлоты. По мере формирования чозениевых сообществ под полог чозении толокнянколистной и сопутствующих ей пород постепенно проникает кустарниково-травянистая свита, по мнению В. Н. Васильева (1958), представляющая собой древний неморальный комплекс.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

Исследователи лесов Сибири и Дальнего Востока (Колесников, 1937; Стариков, 1958, 1961; Зархина, 1969, и др.) отмечают исключительно быстрый рост чозениевых древостоев, что наряду с ежегодным обильным плодоношением и высокой всхожестью семян определяет высокую эксплерентность этого вида. Скорость роста чозении толокнянколистной резко превышает интенсивность роста других древесных пород, особенно хвойных, произрастающих в тех же районах (Колесников, 1937).

Кроме высокой скорости роста бросается в глаза резкое отличие онтобиоморф[1] чозении. Каждая онтобиоморфа приурочена к различным эдафическим условиям, что обусловлено активной паводковой деятельностью и постоянным меандрированием русел северных рек. В свою очередь в процессе жизнедеятельности чозения толокнянколистная оказывает активное воздействие на формирование поймы, следовательно, и на среду своего обитания. В связи с вышесказанным изучение биологии, специфики онтогенетического развития и биоморфологии этого вида представляет большой интерес.

Чозения толокнянколистная является перспективной породой для озеленения городов и поселков не только в пределах своего ареала, но и вне его (Дюрягина, 1987). В Магаданской обл. этот быстрорастущий декоративный вид может широко использоваться при рекультивации многочисленных отвалов, остающихся в поймах рек в результате деятельности горнодобывающей промышленности.

Сбор основного материала проводился в Северном Охотоморье в типичных для чозении толокнянколистной обитаниях: в поймах рек Дукчи и Челомджи, а также в других районах области в течение 1976—1987 гг. При описании онтобиоморф чозении использована терминология, применявшаяся нами ранее (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980, 1982, 1986).

В онтогенетическом цикле чозении, как и у других древесных растений, 3 периода: I — рост, длится с 1-го года жизни до 30 лет; II — стабилизация, с 30 до 70 лет; III — деструкция или отмирание, с 70 до 100 и более лет. Периоды, кроме того, разделяются на фазы, каждой из которых соответствует определенная онтобиоморфа чозении. В первом периоде растения проходят 4 фазы: 1-я — ортотропных проростков, 1—2 года; 2-я — типично кустовидная, 3—5 (6) лет; она в свою очередь делится на две подфазы: розетковидную (*а*) (может быть факультативной) и округло-кустовидную (*б*); 3-я — кустовидно-древовидная, 5—10 (12) лет; 4-я — конусовидного дерева, 12—25 (30) лет. Во втором и третьем периодах выделено по одной фазе: 5-я — типичное дерево, 30—70 лет и 6-я — стареющее дерево, 70—100 (120) лет (рис. 1).

I период. 1-я фаза. Первая фаза связана с заселением галечниковых и песчаных отложений. Начинается она с разлета семян в конце июля—начале августа, что совпадает со спадом воды после летних паводков. Особенно много проростков появляется близ кромки воды, где, с одной стороны, к берегу прибивается основная масса семян, сносимых течением, а с другой — находится постоянно влажный субстрат. В результате создаются наиболее благоприятные условия для прорастания семян и предопределяется ленточное размещение будущих насаждений. В широких поймах рек с интенсивным паводковым режимом и активным меандрированием русел очень наглядно выражено «ступенчатое» расположение чозениевых рощ. Каждое поколение образует свою ступеньку-полоску, вытянутую вдоль реки, и чем оно моложе, тем ближе к руслу его ступенька.

Вместе с другими пионерными видами чозения толокнянколистная дает массовые всходы и на галечниковых отвалах, образующихся после горных разработок, но только при условии выпадения осадков в период разлета семян.

---

[1] Онтобиоморфы — различные стадии онтогенеза, отличающиеся друг от друга строением жизненной формы (Мазуренко, 1986).

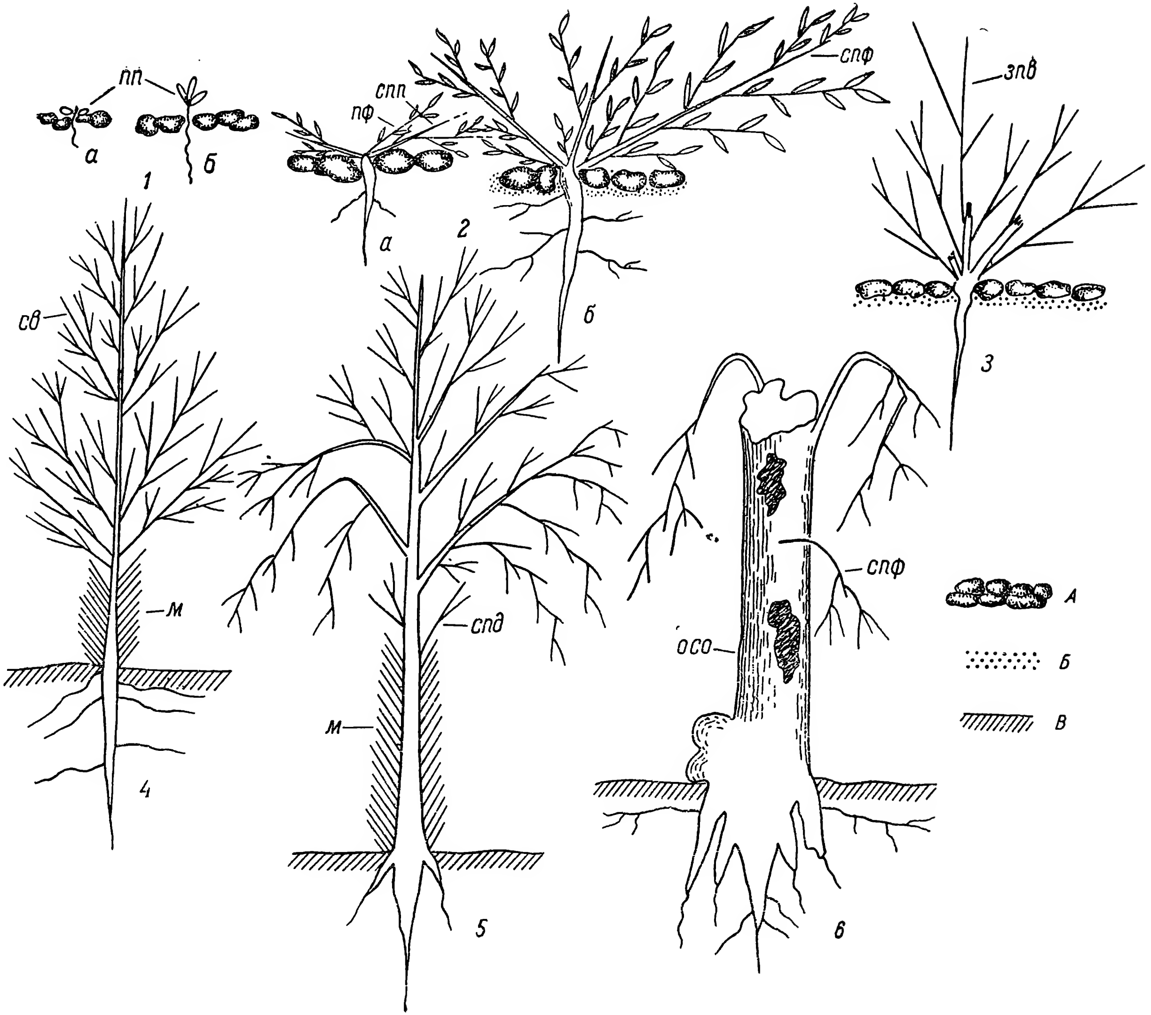


Рис. 1. Онтогенез *Chosenia arbutifolia*.

1 — фаза ортотропного проростка: начало (*а*) и конец (*б*) фазы; *2* — типично кустовидная фаза, подфазы: *а* — розетковидная, *б* — округло-кустовидная; *3* — кустовидно-древовидная; *4* — древовидно-кустовидная; *5* — типично древовидная; *6* — древовидная стареющая. *пп* — первичный побег; *пф* — побег формирования; *зпв* — замещающий побег ветвления; *спф* — система побега формирования; *спп* — система первичного побега; *спд* — система побега дополнения; *св* — скелетная ветвь; *осо* — основная скелетная ось, ствол; *м* — отмершие побеги у основания ствола, муфта. *А* — уровень гальки, *Б* — уровень песчаного грунта, *В* — уровень поверхности почвы.

Величина проростков 1 см, они несут две обратнояйцевидные мясистые семядоли 3×2 мм. Корка первичного побега (*пп*) коричнево-красноватая, стержневой корень извилистый, 3—4 см, разветвляется на два порядка более мелких волосистых горизонтальных корешков. По мере роста *пп* отрастают два очередных настоящих листа 1×0.5 см. Листья, как и семядоли, мясистые, серые с сизым налетом, ксероморфной структуры. Семядоли живут 50—60 дней, но во время паводков *пп* часто покрывается наносами до самой верхушки, что вызывает преждевременную гибель семядолей. Если верхушка *пп* остается на дневной поверхности, то растения выживают. На второй год верхние 2—3 мм *пп* отмирают. На границе живой и отмершей части (это часто бывает на уровне грунтовой поверхности) отрастает замещающий побег ветвления (*зпв*) 3—5 см. В начале роста его корка нежная, красноватая, постепенно она грубеет и становится желтовато-коричневой. Замещающий побег ветвления несет 3 направленных косо вверх обратнояйцевидных листа 2×1 см. Со временем *пп* полностью засыпается песком, на второй год засыпается и нижняя часть *зпв* (рис. 1, *б*). Корень утолщается, приобретая якорные свойства. Выдернуть молодое растение из гальки, не повредив при этом корень, невозможно. В конце второго вегетационного периода *зпв* в основании изгибается и почти ложится на грунт, над поверхностью приподнимается только его верхушка. Осенью после опадения листьев пазушные почки в 1 мм одеты темными красно-коричневыми чешуйками, плотно прижаты к побегу.

2-я фаза. Подфаза *а*. На 3-й год верхушка замещающего побега тоже отмирает. От его оставшейся живой части отрастает ортотропный *зпв* второго порядка длиной 3—4 см. На этом побеге равномерно расположены 4—5 продолговато-овальных, на концах слегка заостренных мясистых листьев. На прошлогоднем побеге почти все почки, кроме самых нижних, реализуются, от них отрастают боковые побеги ветвления (*пв*) — 1—2 см. Они несут по 2—3 листа, в размерах всегда уступают *зпв*. В основании материнского побега, на его изгибе — будущей зоне кущения — вырастает побег усиленного роста или побег формирования (*пф*) — 3—4 см. Там же, в зоне кущения, отрастают 3—5 эфемерных побегов размером 1—2 см. Листья на них не превышают 1.0×0.5 см, а на *пф* — 3.7×0.7 см. По мере увеличения размеров побегов листья становятся все более удлиненными и на концах заостряются. К концу вегетации 3-го года после отмирания эфемерных побегов на системе первичного побега (*спп*) живым остается только *пп*, *зпв* двух порядков и один *пф*. Побеги полегают, распластываясь на грунте. На 3—4-й год растение приобретает округлую форму. Полегшие *спп* и *пф* направлены в разные стороны (рис. 2). Такая форма роста, вероятно, выработалась под влиянием сильных паводков, так как побеги, прижатые к гальке, оказывают меньшее сопротивление водному потоку. Стелющиеся кустики-«розетки» характерны и для Тнэквеемской чозениевой рощи (Юрцев, Секретарева, 1983), и для галечниковых отвалов в долинах рек Чукотки.

Система первичного побега, включающая чаще всего один-два порядка *зпв*, обычно отмирает почти до основания, оставляя после себя небольшой пенечек 4—6 мм в диам. В некоторых случаях она продолжает ветвиться. На *спп* и системе побега формирования (*спф*) отрастают несколько побегов дополнения (*пд*). Они структурно подобны *пв*, но вырастают из почек, покоившихся 1—2 года. Благодаря наличию *пд* розетка всегда густо облиственна. Система побега формирования морфологически и функционально не отличима от *спп*.

Чозения толокнянколистная — стеблеассимилянт, ее побеги с нежной зеленоватой коркой, как и листья, покрыты восковым налетом.

Подфаза *б*. С 4—5-го года розетковидная стелющаяся форма сменяется округло-кустовидной с прутьевидными побегами, направленными в разные стороны, а в центре куста — косо вверх. Ежегодно в зоне кущения вырастают 3—4 *пф* (у самых крупных растений их может быть до 8) длиной в среднем 5—10 (реже 15) см. Они несут по 10—12 зеленовато-серых листьев, наиболее круп-

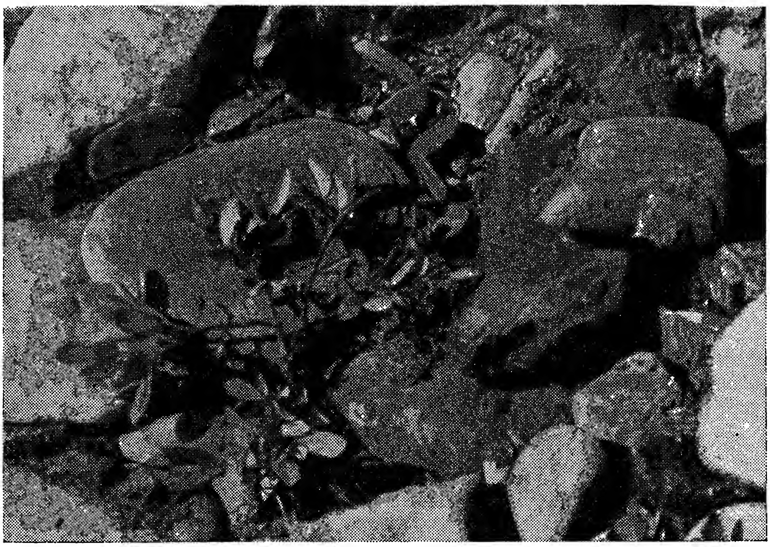


Рис. 2. Розетковидная онтобиоморфа.

Подфаза *а* второй фазы онтогенеза. Побеги распластаны между галькой.

ные из которых — 4.0×1.0 см. Листья к этому возрасту становятся тонкими, мясистость утрачивается. Побеги формирования чаще всего отмирают до основания, живыми остаются лишь нижние 1—2 см, которые входят в зону кущения. Самые крупные *пф* находятся в центре куста, листья на них достигают 7.5× ×2.5 см. В последующие фазы таких больших листьев уже не бывает.

У чозении в пойме р. Чёломджи стелющаяся онтобиоморфа иногда отсутствует и с самого начала наблюдается усиление *спп*. В этом случае у *зпв* отмирают только верхушки. Замещающие побеги ветвления всегда ортотропны; ортотропны и наиболее крупные *пф*, но они уступают по величине *спп*, достигающей 100 см. Со временем такие растения тоже становятся кустовидными, потому что с выходом их верхушек за пределы снежного покрова последние обмерзают или скусываются лосями. Поэтому в дальнейшем *спф* уравновешиваются с *спп*. Число *спф* колеблется от 8 до 11. Одновременно с ростом *пф* в его основании или средней части отрастают силлептические *пв* длиной до 10 см. Таким образом, у растения за один вегетационный период образуются две генерации побегов, что в условиях Субарктики необычно. Силлептические побеги всегда эфемерны, в конце вегетации или зимой легко обламываются. В зоне кущения много эфемерных побегов, вырастающих пучками.

Известно, что стелющаяся онтобиоморфа отсутствует и у культурных растений чозении. Это связано, по-видимому, с отсутствием пагубных воздействий паводков (Дюрягина, 1987). С самого начала у них лидирует *спп*, а затем ее догоняют боковые *спф*.

С каждым актом ветвления размеры ветвей увеличиваются. На 5—6-й год *пф* уже не ложатся на грунт, а направлены косо вверх в разные стороны. Крупные *пф* достигают 80—100 см и несут по 20—30 листьев зеленовато-пепельного цвета. Корка на молодых побегах сначала зеленоватая, а к концу вегетации становится коричневато-красноватой, весной же — в марте—апреле — она приобретает интенсивный вишневый цвет. Накопление антоциана, как известно, улучшает тепловой режим клеток (Шамурин, 1966). Зимой в Субарктике краснеют побеги роз иглистой *Rosa acicularis* Lindl. и тупоушковой *R. amblyotis* C. A. Mey., особенно характерно покраснение побегов для свидины белой *Thelycrania alba* (L.) Pojark.

Благодаря этому вегетация растений начинается не только раньше, но и максимально продлевается. Красноватая антоциановая окраска свойственна и весенним листьям ив, окрашенными оказываются и их сережки, в результате чего они быстрее зацветают (Savile, 1972; Kevan, 1973). Отмеченная особенность является одной из адаптивных черт северных растений, использующих малейшую возможность для продления вегетации в условиях недостаточной теплообеспеченности.

В базальной части побегов корка желтовато-коричневая, а у шейки корня — серовато-красно-коричневая. Как и раньше, листья и корка 1—2-летних побегов покрыты сизым восковым налетом. На 3-й год роста побега корка грубеет, становится серовато-коричневой и покрывается сетью мелких продольных трещинок.

Корень извилистый, в начале подфазы длиной 15—20 см и диаметром корневой шейки около 2 мм. К концу фазы он утолщается до 2.0—2.5 см и приобретает морковоподобную форму. Длина «морковки» 10—15 см, от нее вглубь и в стороны отходят шнуровидные корни, разветвляющиеся на все более тонкие корешки 2—5-го порядков. На поверхности «морковки» образуются вмятины от соприкосновения с галькой. Глубина проникновения корней в грунт соответствует уровню подрусловых вод, а длина достигает 2.0—2.5 м, т. е. в 1.5—2.0 раза превышает высоту куста.

К концу подфазы *б* уровень местоположения на 10—15, а иногда на 25 см выше меженного уровня реки в момент появления проростков. Этого достаточно, чтобы скорость паводкового потока через рощу молодых чозений была не такой высокой, как прежде. На территории рощи начинают отлагаться мелкие фракции аллювия, заполняющие межгалечное пространство. За кустами во время паводков образуются длинные наносы — «шлейфы» гальки и песка. Густые, направленные косо вверх побеги кустов задерживают ветошь, ил и другие твердые частицы, еще более способствуя ослаблению интенсивности потока и осаждению аллювия. Во время паводков кора повреждается песком и галькой, обрываются листья, особенно сильно обрываются листья на боковых побегах формирования. На участках с наиболее стремительным течением, как, например, в низовьях р. Тауй, в узких местах пойм рек Хасын и Дукча, *пф* подвергаются регулярному «ошмыгиванию» и отмирают, не успев достигнуть своих нормальных размеров. Вокруг утолщенной и узловатой зоны кущения длительное время сохраняются 15—20 тонких сухих побегов со следами механических повреждений. Гибель боковых *пф* способствует усилению центральной *спп* или одной *спф*. К концу фазы растения приобретают форму шаровидного куста с лидирующим стволом.

Г. П. Дюрягина (1987) считает, что молодые растения чозении неустойчивы к неблагоприятным условиям среды и им свойственны медленные темпы роста на первых этапах онтогенеза. Мы не можем согласиться с этим утверждением. Наоборот, развиваясь в чрезвычайно суровых условиях, связанных с сильными паводками и резким перепадом температур, проростки и молодые растения чозении толокнянколистной обладают усиленными ростовыми процессами. При этом интенсивное отмирание побегов компенсируется таким же быстрым побегообразованием. Смены побеговых систем идут быстро при все возрастающих размерах побегов. Симподиальное ветвление сопровождается усиленным отмиранием верхних частей побегов, по этому признаку онтобиоморфа чозении толокнянколистной в подфазе *а* может быть квалифицирована как полукустарничек, а в подфазе *б* — как полукустарник. Приспособительные черты, связанные с преодолением паводков, выражаются в сильных якорных свойствах главного корня, а также стелющейся форме роста.

3-я фаза. Началу фазы соответствует онтобиоморфа кустарника с хорошо выраженным лидирующим стволом. Дальнейшее нарастание ствола в высоту происходит, как и раньше, по симподиальному типу. Верхняя часть осевого *зпв* отмирает иногда до половины длины — до 50 см. Новый замещающий побег такой же крупный, ортотропный, около 100 см. Таким образом, высота кустовидного деревца ежегодно увеличивается на 50—70 см, а иногда и более. Максимальный годичный прирост осевого *зпв*, отмеченный нами в пойме Чёломджи, был равен 152 см.

Кроме осевого ортотропного *зпв* ниже по побегу отрастают тоже крупные (50—70 см) 2—3 *пв*, а еще ниже (до самого основания) — мелкие хлыстовидные ассимиляционные побеги. Все они направлены косо вверх. Верхние более крупные *пв* после завершения роста отмирают наполовину или полностью. В первом случае *пв* продолжает ветвиться, но дочерние побеги быстро мельчают, и на 3—5-й год небольшая *спв* полностью отмирает. На крупных побегах обычно образование силлептических ассимиляционных побегов.

В зоне кущения 2—3 *пф* резко обгоняют в росте остальные, но ни один из них не достигает высоты стволика. Эти крупные *пф* ветвятся так же, как и лидирующий *пв* стволика, уступая ему по размерам. В зоне кущения продолжают появляться эфемерные и недолговечные *пф*, образующие в совокупности вокруг ствола нечто вроде рыхлой оболочки — муфты.

В окрестностях пос. Билибино мы обнаружили форму роста чозении толокнянколистной, лишенную лидирующего ствола. Вместо него — 5—7 почти одинаковых *пф*, которые отрастают перпендикулярно зоне кущения и на расстоянии 5—10 см от нее выпрямляются. Форма таких кустов напоминает стакан, в центре которого находится небольшой пенечек — остаток *спп*. Все замещающие стволики развиваются равноценно, со временем в основании оголяются.

У чозений, образующих густые заросли, кущение ослаблено. В этом случае лидирующий ствол высотой 150—200 см составлен 2—4 блоками крупных *зпв*. В зоне кущения стволик слегка изогнут. Восьмилетние древовидные чозении достигают 7—8 м (кустовидные — 3—4 м) при диаметре стволика в основании 13.0 см.

В 3-й фазе онтогенеза кроны рядом стоящих растений смыкаются, а отдельные небольшие рощицы объединяются в одну крупную рощу. Участки, занятые 7—10-летними чозенниками, продолжают заливаться во время паводков, но открытых галечников становится все меньше, они сохраняются только на микроповышениях. К этому времени уже сформирован примитивный почвенный покров, происходит образование травянистой свиты чозении. В основании кустов после схода паводковых вод остаются большие скопления ветоши, перемешанной с илом и песком. Живые и отмершие побеги в основании кустов продолжают выполнять роль накопителей твердых частиц.

Отмирание верхушек побегов — характерная черта чозении толокнянколистной на всех стадиях онтогенеза. В Приморье (Колесников, 1937) это явление связывается с обмерзанием побегов. В Охотоморье данный процесс выражен еще сильнее, так как наряду с обмерзанием побеги, выступающие над снежным покровом, скусываются лосями, как бы подстригаются, формируя крону кустов. При обмерзании и обкусывании отчуждается до 30 % запасов надземной фитомассы, но потери эти очень быстро компенсируются усиленным побегообразованием.

В конце фазы (в 10—12-летнем возрасте) начинается цветение и плодоношение чозении толокнянколистной. В культуре, в условиях Новосибирска, первое плодоношение отмечено еще в 5-летнем возрасте (Дюрягина, 1987). Сережки как мужские, так и женские появляются на укороченных репродуктивных побегах (*рпв*). Они несут два листа и терминальную сережку. Репродуктивные укороченные побеги располагаются на высоте 2.0—2.5 м от уровня поверхности; в средней части прошлогодних *пв* по 2—5 (10). Реже, в более молодом возрасте, *рпв* вырастают и на усиленных побегах ветвления. Ниже *рпв* по побегу развиваются 2—5 розеточных побегов без сережек. Длина мужских сережек 2.5—

3.0 см, женских — 4.0—5.0 см. Плод — малосемянная коробочка, 6×4 мм. В коробочке по 4 семени, окруженные пушистыми парусными придатками.

Чозения толокнянколистная пылит в начале развертывания листьев — в конце мая—начале июня; пыление длится 7—10 дней, затем мужские сережки опадают. Созревание и разлет семян приходится на конец июля—начало августа.

4-я фаза. Ствол продолжает увеличиваться. У ортотропного побега, формирующего ствол, теперь отмирает только верхушка, редко — половина побега. Поэтому ежегодное увеличение высоты дерева равно 80—100 см.

Диаметр ствола ежегодно увеличивается на 0.5—1.0 см. К концу фазы деревья достигают своей предельной высоты. Наиболее высокие деревья в 15-летнем возрасте достигают 15—16 м при диаметре основания ствола 20 см, а 25-летние — 23 м и 42 см соответственно.

В 4-й фазе начинает формироваться крона взрослого дерева. На прошлогоднем осевом *зпв* (материнском) верхний *зпв* (дочерний), как и прежде, продолжает наращивать ствол, а последующие два-три, отрастающие ниже по побегу, наиболее крупные, дают начало скелетным ветвям, образующим грубую структуру кроны. Более мелкие *пв* ветвятся до второго, иногда до третьего порядков, а основная масса побегов остается эфемерной. На *зпв* и на боковых *пв*, как и раньше, закономерно отрастание мелких силлептических побегов, всегда эфемерных.

Начало дочерней *спв* (ветви) дает ростовой, косо вверх направленный *зпв* 50—60 см длиной. На 2-й год под его отмершей верхушкой отрастают 2—3 *пв*, а также многочисленные силлептические эфемерные ассимиляционные побеги. На 3-й год с очередным актом ветвления образуются новые *пв*, в середине которых отрастают *рпв*. Ветвь изгибается, побеги на ее концах свисают. На 3—4-й (7) год цикл развития ветви заканчивается или продолжается, но уже в следующей фазе.

Мелкие побеги ветви постепенно отмирают, а крупный *пв*, давший ей начало, становится скелетной осью, на которой вырастают небольшие и недолговечные *спф* и *спд*, увеличивающие ассимиляционную поверхность кроны. Кроме крупных скелетных ветвей в кроне много мелких быстро отмирающих, заполняющих промежутки между крупными.

Ветви распределяются равномерно по всей протяженности ствола. В верхней части ствола начало им дают очередные *пв*, а в середине — *пф*. Кроме крупных скелетных ветвей на стволе много недолговечных *спф*, побеги которых после отмирания не опадают. К концу фазы усеченная конусовидная крона меняется на схожую с куполом парашюта с максимальным диаметром в поперечнике 5—7 м. Ветви ее, как и прежде, начинаются от основания ствола. Самые нижние ветви отходят от ствола под углом 60—70°; с высотой угол между ветвями и стволом уменьшается, у верхушки ветви становятся почти прямостоячими.

В основании колоновидного ствола, покрытого серой отслаивающейся корой, длительное время сохраняется щетка отмерших побегов. Она может полностью скрывать под собой часть ствола до высоты 1.5—2.5 м, а у деревьев, растущих группами, — до 3.5 м. Ширина этой щетки-муфты (по радиусу от боковой поверхности ствола) составляет 0.5—1.2 м. У одиночных деревьев щетка всегда гуще и шире. По мере отмирания нижних ветвей высота ее увеличивается и в отдельных случаях достигает 5 м. С возрастом пристволовые муфты разрушаются.

Для чозении характерна повышенная ломкость одревесневших тканей (Стариков, 1958; Юрцев, Секретарева, 1983). Весной вокруг ствола вся поверхность почвы бывает покрыта мелкими веточками. В зимний период древесина чозении толокнянколистной настолько хрупка, что во время сильных ветров и снегопадов ветролом молодых чозений обычное явление. Например, в пойме р. Яна (Охотская) и на р. Чёломдже небольшие рощи молодых деревьев, растущих на самом краю берега, были полностью сломаны на высоте 2.0—2.5 м. В этих случаях снижению ветроустойчивости насаждений способствовало разрушение ветрозащитной опушки паводками минувшего лета. К концу фазы влияние паводков на чозениевые рощи значительно ослабевает, но по-прежнему под нижними, теперь уже отмершими ветвями задерживаются ветошь, песчаные и илистые частицы, увеличивающие мощность почвенного слоя.

II период. 5-я фаза. Продолжается интенсивное ветвление и укрупнение скелетной части кроны, в результате чего «купол парашюта» принимает все более округлую форму. У одиночно растущих деревьев кроны преимущественно раскидистые, с крупными скелетными ветвями, располагающимися по всей протяженности ствола с интервалами в 2—3 м. В сомкнутых насаждениях кроны также парашютовидные, но более ажурные, с ветвями, сосредоточенными в верхней части ствола.

Цикл развития скелетных ветвей длится 20—30 лет. Ветвь появляется еще в предыдущей фазе. Начало ее развития протекает по описанной выше схеме. Крупный *зпв* или *пф* растет косо вверх. Затем его верхние две трети или половина отмирают и он замещается одним или двумя равноценными *зпв* 2-го порядка, тоже усиленными. Таким путем ветвление идет до 3—4-го порядка, после чего ветвь изгибается и от нее начинают отрастать тонкие хлыстовидные побеги, несущие наибольшее число сережек — 4—6 (8). Длина этих побегов составляет 20—30 см. Ветвь становится плакучей. Как на усиленных *пв*, так и на хлыстовидных обычно отрастание эфемерных силлептических побегов длиной до 10 см. С возрастом замещающие побеги мельчают, а на 10—12 год для плакучей части кроны типичны укороченные (3—4 см) направленные вниз побеги с единичными сережками. Одновременно ветвь на конце расширяется и в зависимости от числа скелетных осей (обычно 4—6) разделяется на несколько частей. В массе коротких побегов иногда вырастают хлыстовидные (до 30 см), на которых, как было отмечено выше, сережек больше и обычны эфемерные силлептические побеги. Ветвление скелетной ветви продолжается до 25—30-го порядков и ее формирование заканчивается уже в 6-й фазе, после чего она отмирает.

По мере ветвления скелетные оси утолщаются, основная скелетная ось толщиной более 10 см покрывается, как и ствол, трещиноватой отслаивающейся корой. Интенсивное отмирание побегов способствует усилению изреживания скелетных ветвей. Они оголяются, а облиственные части ветви перемещаются все дальше от ствола. На всех одревесневших частях ветви отрастают *спд*. Никакой регулярности в их размещении и длительности развития нет. Наиболее крупные из них ветвятся до 7-го порядка. Первые побеги *спд* хлыстовидные, последние — укороченные. Затененные *спд* сережек не несут, а освещенные, наоборот, сильно плодоносят. В сомкнутых насаждениях репродуктивные побеги сосредоточены преимущественно по периферии верхней части кроны, а у одиночных и опушечных, хорошо освещенных со всех сторон деревьев они распределяются равномерно в пределах всей кроны. Неодревесневшие молодые побеги, как и раньше, покрыты нежной зеленоватой коркой с восковым налетом. Весной побеги краснеют.

В описанном цикле развития ветви можно выделить 3 периода. Первый период знаменует ростовые процессы, второй — наибольшего плодоношения и стабилизации, третий — последовательного отмирания. В зависимости от этого ветвь делится на три зоны: 1-я — восходящая (1—4-го порядков ветвления), 2-я — дуговидная (4—12-го порядков) и 3-я — плакучая, с очень большим числом мелких побегов (12—30-го порядков).

После прекращения роста ствола в высоту на его вершине 2—3 замещающих побега становятся равноценными и образуют верхние ветви кроны. Их отличает быстрое мельчание *зпв*, отсутствие дуговидной части. При этом мелкие (3—5 см) концевые побеги сохраняют ортотропность, утолщаясь уже в первый год на 3—5 мм. За счет верхних ветвей высота дерева увеличивается еще на 1.5—2.0 м.

На стволе, у основания скелетных ветвей, обычно небольшие *спф* (как бы прижатые к стволу) растут вверх, переплетаясь с соседними ветвями. В густых чозенниках на отдельных участках ствола нередко появляются вздутия, образование которых, по мнению Б. П. Колесникова (1937), связано с интенсивным разрастанием кроны в этих местах. В середине ствола, между муфтой и кроной, на крупных скоплениях почек — сферобластах — часто отрастают пучки побегов — комплекс побегов дополнения (Мазуренко, Хохряков, 1977). Скелетные оси этих *спд* направлены в разные стороны от ствола на расстоянии от нескольких см до 1 м.

К концу фазы деревья достигают предельных размеров — 28—30 м в выс. и 40—50 см в диам. ствола на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Средние значения этих показателей для 44-летнего древостоя наиболее распространенного в поймах рек Северного Охотоморья чозениевого недотрогово-крупнотравного типа леса, составили соответственно 26.0 м и 24.3 см, для 65-летнего древостоя — 27.2 м и 39.8 см.

Полновозрастные чозенники приурочены к средним поймам, превышение которых над речным стоком составляет 1.0—1.5 м. Сами рощи могут находиться уже достаточно далеко от русла реки — на расстоянии 50—100 м.

Средние поймы заливаются гораздо реже, чем низкие (1—2 раза в год), скорость потока через насаждения незначительная, на поверхности откладываются только песчаные, илистые частицы и ветошь, причем в гораздо меньшем объеме, чем в предыдущих фазах.

Чозениевая роща — компактное образование, насчитывающее от 30 до 100 деревьев. В широких поймах рощи бывают в несколько раз больше. Именно там, под пологом древесного яруса, и находятся основные рефугиумы неморальной флоры.

С возрастом древостои изреживаются и число деревьев сокращается до нескольких десятков на 1 га. А до этого в рощах сумрачно и сыро. Для чозений характерны прямые стволы с серой отслаивающейся корой и хорошо очищенным стволом от сухих сучьев. Муфты сохраняются только у опушечных и редко стоящих друг от друга деревьев. Конец 5-й фазы совпадает с достижением биологической спелости чозениевых древостоев. С этого времени начинается массовое усыхание верхушек крон и широкое распространение стволовых гнилей. Усилению суховершинности способствует снижение уровня подрусловых вод в связи с повышением уровня поймы. Но, несмотря на признаки приближающейся старости, число отмерших скелетных ветвей незначительно.

К возрасту спелости у деревьев формируются мощные стержневые корневые системы. Главный корень бугристый, со следами вмятин от гальки, уходит вертикально вниз до уровня грунтовых вод. По данным Колесникова (1937) и Г. Ф. Старикова (1958, 1961), от главного корня у самой поверхности почвы отходят 3—5 боковых якоревидных отростков. У чозений в пойме р. Чёломджи и «якорные» корни отходят от главного на глубине 0.3—0.5 м. Резко утоньшаясь до шнуровидных, они разветвляются на более мелкие (3—6-го порядков) боковые корешки. Основная масса тонких придаточных корней сосредоточена в нарастающем слое аллювиальных наносов. Кора крупных скелетных и проводящих корней окрашена в яркий свекольно-коричневый цвет, сосущие корешки почти черные, нитевидные.

III период. 6-я фаза. Начинается интенсивное отмирание скелетных ветвей, резко повышается фаутность древостоев. Усыхание ветвей идет от вершины до середины ствола и ниже. По мере отмирания ветвей верхние части ствола обламываются и деревья выглядят обрубленными на высоте 10—15 м. Такой облик присущ только стареющим чозениям. Крона становится неправильной, разорванной. Нередко ее образуют одна-три ветви, которые растут на разном расстоянии друг от друга. Главные оси ветвей вначале отрастают перпендикулярно стволу, затем — через 20—30 см — поднимаются косо вверх, а с середины изгибаются и концы их приобретают плакучую форму. Размеры и структура скелетных ветвей в двух последних фазах во многом сходны, за исключением того, что в 6-й фазе основания их раза в два толще.

В разных частях ствола, но чаще в верхней, отрастают многочисленные *спф*. Одни из них эфемерные, другие — самые многочисленные — 2—5-летние и, наконец, третьи (более долговечные) — 6—10-летние.

Процесс последовательного отмирания ветвей длится 40—50 лет. На протяжении всего этого периода продолжается обильное плодоношение. Онтогенез заканчивается с усыханием последней ветви, дерево отмирает. Процесс изреживания насаждения продолжается в течение всего онтогенеза до самой старости. Из 30—50 чозений, образующих рощу в возрасте 20—30 лет, до фазы отмирания доживают только 3—5 деревьев. Диаметр перестойных деревьев в основании ствола достигает 1.5 м, а на высоте 1.3 м — 0.7—1.0 м. Комлевая часть ствола утолщается и внутри нее образуется дупло. Стариков (1958) отмечает, что отмирающие, крайне ослабленные деревья через обломы сучьев поражаются трутовиками, вызывающими обширные стволовые гнили. На стволах перестойных чозений обычны вздутия и пустоты под корой, морозобоины. Поверхность коры в отдельных местах разрушается и оттуда сыплется древесная труха.

Предельный возраст чозении, зафиксированный нами на юге Магаданской области, равен 105 годам. Стариков (1958) указывает, что некоторые деревья доживают до 120 лет. По данным Е. С. Зархиной (1969), средняя продолжительность жизни чозении составляет 50—60 лет, редко достигает 80 лет.

Заключение

При общем взгляде на онтогенез чозении толокнянколистной прежде всего бросается в глаза существенная разница между ее онтобиоморфами, особенно кустовидными (1—3-я фазы) и древовидными (5—6-я фазы). Однако если сравнить ее с другими древесными породами, то эта особенность оказывается не такой уж уникальной.

Кустовидная онтобиоморфа свойственна многим лиственным древесным породам, например дубу (*Quercus robur* L.) и березам (*Betula alba* L., *B. pubescens* Ehrh.) (Серебряков, 1962). Г. П. Белостоков (1983) обнаружил ее у ряда других видов. Особенность чозении заключается не столько в самом существовании такой онтобиоморфы, сколько в длительности ее существования, «броскости». Гораздо более оригинальны другие особенности чозении. Из них необходимо отметить следующие: 1) соответствие онтобиоморф сукцессионным стадиям зарастания галечников, 2) ксероморфизм первых онтобиоморф, 3) высокая интенсивность отмирания побегов на протяжении всего онтогенеза, 4) наличие «защитной» зоны из отмерших и недолговечных побегов у кустовидной онтобиоморфы. Рассмотрим их подробнее.

1. Уже обращалось внимание (Мазуренко, Хохряков, 1978) на то, что древесные растения в процессе роста, оставаясь на месте, меняют свою среду обитания, так как их крона постепенно перемещается во все более высокие ярусы леса. У чозении эта особенность проявляется особенно ярко. Ее онтобиоморфы не только изменяют свою среду вышеописанным образом, но и находятся в тесной зависимости от сукцессий, обусловленных паводковой деятельностью реки. Каждой онтобиоморфе соответствует определенная стадия развития лесного сообщества и как фито-, и как биогеоценоза. Самое замечательное в этом то, что чозения совершенно не способна возобновляться в своих собственных сообществах, особенно на завершающих стадиях их онтогенеза, в то время как подрост тополя и лиственницы в этих условиях появляется и развивается

нормально. Таким образом, чозения является типичным эксплерентом-пионером и притом в большей степени, чем любая другая древесная порода.

2. Ксероморфизм первых онтобиоморф чозении — мясистость листьев, восковой налет на молодых побегах — удивителен, так как растет она не в пустынной или полупустынной зонах, а в местах с избыточным увлажнением. Известно, что верхние слои галечников на северо-востоке Азии могут испытывать временный дефицит влаги (Кожевников, 1974), чем вызывается ксероморфизм и других галечниковых растений. Когда корни растения достигают постоянно водоносного горизонта, ксероморфизм исчезает и чозения становится типичным мезофитом.

3. Сильная степень отмирания побегов характерна для древесных растений засушливой зоны — полукустарничков, полукустарников и даже так называемых полудеревьев (Прозоровский, 1936). Чозения же относится к деревьям первой величины, вырастая в Приморье до 40 м (Колесников, 1937), в Северном Охотоморье — до 20—25 м, на Чукотке — до 15—20 м (Юрцев, Секретарева, 1983), в то время как самые высокие полудеревья — саксаулы — едва достигают 10 м.

В то же время чозения сходна с полудеревьями очень высокой степенью реализующей способности почек и интенсивным побегообразованием; *спф* и *спд* играют у нее во всех фазах онтогенеза гораздо большую роль, чем у других деревьев.

4. Наличие щетки (муфты) из отмерших хлыстовидных побегов в основании растения у кустовидных онтобиоморф можно интерпретировать как издержки «кустовидности». Но нельзя пренебречь тем, что она играет определенную роль в преобразовании внешней среды растения, аккумулируя во время паводков аллювий и различные растительные остатки. Этим данная онтобиоморфа напоминает кустарники и кустарнички с неопадающей листвой, также способные регулировать свою среду обитания (Хохряков, Мазуренко, 1985; Мазуренко, 1986).

Кроме перечисленных особенностей, непосредственно связанных с онтогенезом чозении и подтверждающих ее высокую адаптивность к очень суровым условиям произрастания (короткий период вегетации, паводки), необходимо упомянуть еще об одном очень важном обстоятельстве — чозенники вместе с тополевниками являются наиболее древним флористическим элементом на севере Дальнего Востока (Васильев, 1958), дериватом хвойно-широколиственных третичных лесов, насыщенных неморальными элементами (Юрцев, Секретарева, 1983; Хохряков, 1987).

Обладая очень высокой энергией роста и занимая наиболее благоприятные (в условиях Крайнего Севера) экотопы, чозения всего за 10—15 лет формирует закрытые фитоценозы, а биологической спелости достигает за 50—60 лет. К этому возрасту чозенники накапливают большие запасы растительной массы — 280—350 т/га, соизмеримые с запасами климаксовых сообществ наиболее продуктивных типов лесов северотаежной подзоны (Москалюк, 1983, 1984).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белостоков Г. П. Системы стеблесложения древесных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 87—104. — *Васильев В. Н.* Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 361—457. — *Дюрягина Г. П.* Морфобиологические особенности семян, ювенильных растений и экологии чозении толокнянколистной // Бюл. ГБС. 1987. Вып. 144. С. 58—62. — *Егорова Г. Н.* Морфолитосистемы и ландшафтная структура (на примере бассейна р. Омолон). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983. 164 с. — *Зархина Е. С.* Чозениевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть, 1969. С. 196—198. — *Кожевников Ю. П.* Флора и экологические условия района Телекайской чозениевой рощи (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 4. С. 502—519. — *Колесников Б. П.* Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДВ ФАН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Сер. ботан. Т. 2. С. 730—800. — *Мазуренко М. Т.* Рододендроны Дальнего Востока. Структура и морфогенез.

М.: Наука, 1980. 184 с. — *Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Экологические аспекты онтогенеза древовидных жизненных форм // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978. С. 175—178. — *Макрый Т. В., Бардунов Л. В.* Находка чозении *Chosenia arbutifolia* (Pall.) Skvorts. (*Salicaceae*) западнее Байкальского хребта (Предбайкалье) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 11. С. 1669—1671. — *Москалюк Т. А.* Морфоструктура северных тополево-чозениевых лесов в начальный период смены лесообразователей // Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. «Биол. пробл. Севера». Магадан, 1983. Ч. 1. С. 157—158. — *Москалюк Т. А.* Структура и продуктивность основных типов леса юга Магаданской области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Красноярск, 1984. 27 с. — *Норин Б. Н.* К характеристике чозениевых сообществ *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (*Salicaceae*) на крайнем северо-западе их ареала // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 6. С. 847—850. — *Прозоровский А. В.* О биологических типах растений пустыни // Бот. журн. 1936. Т. 21, вып. 5. С. 559—563. — *Самойлова Т. В.* Результаты интродукции и введения в культуру на юге Приморского края ценных древесно-кустарниковых пород // Вопросы реконструкции и повышения продуктивности лесов Дальнего Востока. Владивосток: Примор. кн. изд-во, 1958. С. 53—136. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 377 с. — *Стариков Г. Ф.* Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1958. 126 с. — *Стариков Г. Ф.* Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1961. 208 с. — *Хохряков А. П.* Географический анализ флоры речных долин и морских побережий Колымского нагорья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 4. С. 90—104. — *Хохряков А. П., Мазуренко М. Т.* Геофилия как один из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высокогорьях // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 876—884. — *Шамурин В. Ф.* Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособления растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966. С. 5—125. — *Юрцев Б. А., Секретарева Н. А.* Тнэквеемская чозениевая роща на севере Нижнеанадырской низменности // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983. С. 232—248. — *Kevan P. G.* Flowers, insects and pollination ecology in the Canadian high Arctic // Polar Rec. 1973. Vol. 16. P. 104. — *Savile D. B. O.* Arctic adaptation in plants // Plant Res. Inst. Monogr. 1972. N 6. 160 p.

Ботанический сад,
Махинджаури Аджарской АССР,
Институт биологических проблем Севера,
Магадан.

Получено 24 III 1988.

SUMMARY

Some features of ontogeny of *Chosenia* growing in the southern districts of the Magadan region are discussed. There are three periods in *Chosenia* ontogeny; they consist of six phases with their very specific ontobiomorphes. The first three ontobiomorphes develop in abiotic environment and are characterized by the obvious xeromorphism. The other develop in biotic medium and possess features of typical mesophytes. In the course of the development, *Chosenia* greatly affects the formation of its own environment. A definite stage of pebble flood-plain filling up by vegetation and community formation corresponds to a specific ontobiomorphe. In the course of evolution, *Chosenia* acquired a number of adaptive features related to flood water activity of rivers and significant fluctuations of ecotope temperatures. The duration of ontogenetic stages of the species is very short, the activity of its buds is very high as well as the intensity of the shoot formation.

УДК 581.524.12 : 581.524.44

К. А. Куркин

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КОНКУРЕНЦИЯ. ВЛИЯНИЕ КОНКУРЕНЦИИ НА ЭКОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ [1]

K. A. KURKIN. PHYTOCOENOTICAL COMPETITION. THE EFFECT OF COMPETITION ON ECOTOPIC DISTRIBUTION OF SPECIES

Анализ влияния фитоценотической конкуренции на экотопическое распределение видов выполнен по материалам, собранным для экологической классификации луговой растительности Окской поймы в 1982—1987 гг.

На пойменных сенокосах решающее влияние на экотопическое распределение видов оказывает конкуренция за свет. Она делает различия растительности по ступеням поемности более резкими и стабилизирует их. В основном экотопично и распределение видов по типам гранулометрического профиля почв. В распределение видов по фактору аллювиальности конкуренция за свет вносит искажения — низкорослые аллювиафилы ведут себя как аллювиафобы. Еще большие искажения вносит конкуренция за свет в дифференциацию видов относительно pH почв.

Для понимания закономерностей распределения видов на пастбищах необходимо учитывать как резкое ослабление на них конкуренции за свет, так и усиление корневой конкуренции (на стадии умеренной пастбищной дигрессии).

Нередко считают, что конкуренция у растений вызывается дефицитом ресурсов. Между тем фитоценозы, поглощая ресурсы, сами создают их дефицит, а последний уже в порядке отрицательной обратной связи оказывает конкурентное давление на фитоценоз, точнее — на включенные в его состав виды (Куркин, 1976, 1984, 1986).

Далее, принято говорить о конкуренции вообще, без учета того, за какие ресурсы она идет, или рассматривают конкуренцию только за какой-либо один определенный ресурс, игнорируя конкуренцию за остальные ресурсы. Первый — чисто абстрактный подход — является неконструктивным, а второй ведет к ложному представлению о возможности такой «упаковки» видов в ценозе, при которой конкуренция между ними сведется к минимуму (Уиттекер, 1980). Однако реальные возможности такого внутрифитоценозного экологического обособления видов ограничены тем, что между парциальными конкуренциями за различные ресурсы существует тесная взаимосвязь, вследствие которой виды, «уходя» от конкуренции за один из ресурсов, попадают под усиленное давление конкуренции за остальные ресурсы (Куркин, 1986).

В своей недавно опубликованной статье В. Г. Онипченко (1987) пытался обосновать реальность обособления экологических ниш в фитоценозах. Однако все приведенные им общеизвестные факты свидетельствуют лишь о физиологическом, морфологическом и экологическом разнообразии видов, но отнюдь не об их обособлении в рамках фитоценоза за счет «упаковки» по воображаемым экологическим нишам. Голословно допуская, что растения богатых и бедных почв могут сочетаться в рамках одного фитоценоза, он все же вынужден признать, что они типичны для разных экотопов и соответственно разных фитоценозов. Против последнего возражений нет. Генеральное экологическое обособление видов идет не в мифическом «гиперпространстве» фитоценозов, а во вполне реальном ландшафтном пространстве — по экотопам, которые и представляют собой реальные экологические ниши у растений.

---

[1] Доклад, прочитанный на Урановских чтениях 24 I 1988 г. в МГПИ им. В. И. Ленина.

Но это фациальное распределение видов не является чисто экотопическим, поскольку обусловливается спецификой не только местообитаний, но и спецификой режимов конкуренции в приуроченных к этим местообитаниям фитоценозах. При этом виды, доминирующие в экологически различных местообитаниях, различны и как конкуренты. Так, например, в пойме *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., доминирующий в аллювиально деятельных местообитаниях, — мощный конкурент за свет, а *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B., приуроченная к слабо аллювиальным экотопам, — мощный корневой конкурент. Иначе говоря, в природе имеет место не только экотопическая, но и конкурентная дифференциация видов, идет их конкурентное исключение. Однако широко распространенная полидоминантность и синэдификаторность фитоценозов свидетельствует о том, что помимо принципа конкурентного исключения в фитоценозах действует и другой принцип, из-за которого экологически и морфоструктурно сходные виды, не способные конкурентно вытеснить один другого (конкурентно равноценные), объединяются в синузии, усиливающие их коллективную конкурентную мощность (Норин, 1965, 1979, 1987; Куркин, 1976; Ипатов, Кирикова, 1986).

О существенном влиянии конкуренции на экотопическое распределение луговых растений догадывались уже давно (Короткий, 1912). С тех пор это влияние не столько изучается, сколько обсуждается. При таком положении ясности в этом вопросе нет и по сей день. Достаточно сказать, что в настоящее время, например, Б. М. Миркин (1985), судя по всему, не придает конкуренции сколько-нибудь серьезного значения в экотопическом распределении видов,[2] тогда как И. М. Культиясов (1982), напротив, считает, что действие экотопических факторов сводится к изменению конкурентоспособности видов. Какая из этих двух противоположных точек зрения справедлива? Рассмотрению этого вопроса и посвящена настоящая статья.

Материалы для нее были получены попутно в процессе разработки экологической классификации растительности пойменных лугов (на основе анализа материалов свыше 50 топоэкологических профилей, заложенных и изученных в Окской пойме в 1982—1987 гг.). При анализе распределения видов по ступеням поемности, аллювиальности, типам гранулометрического профиля и $pH_{сол}$ почв выявились некоторые закономерности «интерференции» экотопического и конкурентно-ценотического отборов.

Для того чтобы выявить эти закономерности и оценить роль конкуренции, необходимы определенные эмпирические критерии (показатели) и теоретические модели взаимодействия экотопического и конкурентно-ценотического отборов.

Эмпирический показатель влияния конкуренции на динамику видов был впервые предложен Л. Г. Раменским (1925, 1938). Он выделил два типа динамики видов: «экологичный» (при ухудшении экотопических условий вид изреживается, переходит в угнетенное состояние, а при улучшении — разрастается, увеличивает мощность особей) и «анэкологичный» (вид усиливается при ухудшении экотопических условий и изреживается при их улучшении). Экологичный тип динамики характерен для виолентов-эдификаторов, а анэкологичный — для эксплерентов, конкурентно подавляемых виолентами. Этот критерий конкурентной и экотопической обусловленности динамики видов нами экстраполирован на их пространственное распределение. В этом плане «анэкотопичное» распределение видов (т. е. их обилие в экологически неблагоприятных местообитаниях и отсутствие или спорадичность в экологически благоприятных) может рассматриваться как конкурентно-обусловленное. Однако не всегда ясно, что считать благоприятным и что неблагоприятным. Кроме того, даже явно анэкологичное распределение некоторых видов может отражать их экологическую специфичность, благодаря которой они предпочитают экотопы, неблагоприятные для большинства видов, избегая благоприятных (например, облигатные галофиты, олиготрофы, ацидофилы и т. п.). Поэтому эмпирический анализ экотопического распределения видов недостаточен, его необходимо дополнить рассмотрением теоретических моделей (ситуаций) взаимодействия экотопического и конкурентно-ценотического отборов.

---

[2] Об этом свидетельствует его сопоставление ценотического режима с толкотней «в переполненном автобусе в час пик» (Миркин, 1985 : 26), приверженность представлениям Р. Уиттекера (1980) об «упаковке» видов в ценозах и склонность к чисто флористическим критериям в классификации, игнорирующим конкурентно-формирующую ценозы роль доминантов-эдификаторов.

В этом плане целесообразно различать конкуренцию в надземной сфере (за свет) и в подземной (корневая конкуренция за элементы питания, влагу и т. п.). Корневая конкуренция, как правило, обостряет дефицит тех почвенных ресурсов, которые находятся в минимуме, потому лишь усиливает экотопически обусловленные закономерности распределения видов. В отличие от этого световая конкуренция связана с экотопом лишь косвенно: она тем сильнее, чем более благоприятны условия экотопа (Куркин, 1986). Поэтому возможны различные типы интерференции конкурентно-светового и экотопического отборов. Если векторы их совпадают по направлению, то происходит сложение их совместного действия, благодаря чему экотопические рубежи отражаются в составе фитоценозов даже более резко, чем при отсутствии конкуренции. Из-за конкуренции за свет эти рубежи имеют тенденцию к стабилизации: сохраняются даже в те периоды, когда действие обусловливающего их экотопического отбора временно исчезает. Если же конкурентно-световой и экотопический отборы действуют в прямо противоположных направлениях, то экотопические рубежи в распределении затеняемых видов могут «стираться» (ложная индифферентность) или даже «перевертываться» (анэкотопичность). Элемент неопределенности в эту теоретическую схему вносит то, что усиленное давление того или иного экотопического фактора для одних видов является подавляющим, а для других — стимулирующим. Поэтому полная формализация конкурентно-экотопических ситуаций нежелательна: необходим конкретный содержательный анализ как специфики действия экотопических факторов, так и реакции на них различных видов.

При анализе распределения видов по экотопам использован ранее предложенный нами (Куркин и др., 1986) «уровень значимости», отражающий в баллах сумму встречаемости (%) и верхнего тертиля проективного покрытия (%): «1»=1—20 %; «2»=20—40; «3»=40—60; «4»=60—80; «5»=80—100 и «6» > 100 %.

Наиболее экотопично распределение видов по ступеням поемности. Это связано с тем, что данный фактор действует летально, безошибочно «выпалывая» в годы затяжных и высоких паводков на соответствующих ступенях поемности все виды, которые не обладают достаточной «поймоустойчивостью», а также с тем, что векторы элиминирующего действия поемности и конкуренции за свет совпадают, усиливая друг друга: на краткопоемных ступенях преобладают мелкоразнотравно-низовозлаковые травостои, на среднепоемных — верховозлаковые и на долгопоемных — крупнозлаковые и крупноосоковые. Поэтому даже в многолетние периоды малых паводков инвазиям видов с краткопоемных ступеней на средне- и долгопоемные противостоит замкнутость затенения. Иначе говоря, имеет место ценотическая стабилизация экотопических рубежей между ступенями поемности. Более того, инвазиям «вниз» (в сторону большей поемности) некоторых видов препятствует, вероятно, не столько сама поемность, сколько сопутствующее ей усиление затенения более мощными травостоями. Так, например, *Eryngium planum* L. в Окской пойме на сенокосах может служить индикатором краткопоемности. Однако на песках прирусловья и на пастбищах, где конкуренция затенения сведена к минимуму, он проникает и на среднепоемные уровни, а на пойме Дона в степной зоне (Волгоградская обл.), где вследствие сильного летнего иссушения почв травостои среднепоемных ступеней более разрежены, не только *Eryngium planum*, но и *Phlomis tuberosa* L. «спускаются вниз», вплоть до долгопоемных ступеней.

Начиная с умеренно краткопоемной ступени и далее «вниз» вступает в действие фактор аллювиальности. Характерно, что деятельная аллювиальность для одних видов является фактором элиминирующим, а для других — наоборот — стимулирующим (за счет обогащения почвы фосфором и калием, резкого ослабления корневой конкуренции и элиминации конкурентов). Поэтому, как показывают данные табл. 1, по отношению к фактору аллювиальности обособляются две противоположные группы видов-аллювиафилов и аллювиафобов. Экотопичность распределения аллювиафилов не подлежит сомнению, но экотопичность распределения аллювиафобов нуждается в проверке, поскольку в их число могут попасть эксплеренты, распределение которых не экотопически, а ценотически обусловлено. К ним, в частности, относится *Ranunculus repens* L. На деятельно аллювиальных сенокосах вследствие затенения, создаваемого высокорослыми аллювиафилами (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Veronica longifolia* L., *Achillea cartilaginea* Ldb. и др.), он отсутствует, но на тех же деятельно аллювиальных типах пастбищ, где благодаря постоянному стравливанию затенение сведено к минимуму, он становится доминантом, проявляя свою потенциальную аллювиафильность. На слабо аллювиальных лугах реакция *Ranunculus repens* на выпас прямо противоположна: при сенокосном использовании благодаря малому обилию высокорослых аллювиафилов и слабому задернению (на удлиненно среднепоемной ступени) он обилен, но при пастбищном — сильно изреживается под воздействием задернения, создаваемого разрастающейся *Deschampsia caespitosa* (табл. 2). Вероятно, «аллювиафобом поневоле» является на среднепоемных лугах также и *Poa pratensis* L.

Элиминирующее воздействие суглинистых наилков более резко проявляется на краткопоемных ступенях, где эти наилки, высыхая, образуют корку, препятствующую весеннему отрастанию аллювиафобов, и ослабленно — на долгопоемных уровнях, где благодаря повышенному увлажнению корка не образуется. С учетом этого такие виды, как *Geranium pratense* L. и *Vicia cracca* L., у которых аллювиафобность проявляется только на краткопоемных уровнях, следует отнести к факультативным аллювиафобам, а такие виды, как *Lathyrus pratensis* L. и *Elytrigia repens* (L.) Nevski., у которых «аллювиафобность» проявляется только на долгопоемных уровнях, — к псевдоаллювиафобам, ибо их отрицательное отношение к аллювиально деятельным местообитаниям определяется не наилками, а затенением со стороны высокорослых аллювиафилов. Аналогично этому виды, которые, подобно *Alopecurus pratensis* L., проявляют аллювиафильность только на краткопоемных уровнях, следует отнести к факультативным аллювиафилам, тогда как виды, подобные *Achillea cartilaginea*, проявляющие «аллювиафильность» только на долгопоемных уровнях, следует отнести к псевдоаллювиафилам.

Что касается гидрофильных осок, то их истинное отношение к аллювиальности проявляется на особо долгопоемных ступенях. Так, потенциально аллювиафильная *Carex acuta* L. на собственно долгопоемной ступени с деятельно аллювиальных экотопов вытесняется более высокорослым *Phalaroides arundinacea* (табл. 3).

Вектор экотопической элиминации, определяемой гранулометрическим профилем почв, и вектор сопряженной с ним элиминации, определяемой затене-

ТАБЛИЦА 1

Аллювиальность как фактор экотопического распределения видов

Вид	Ступень поемности							
	УК		СС		УС		УД	
	Аллювиальность							
	с	д	с	д	с	д	с	д
Последовательные аллювиафобы								
Poa pratensis	4	2	3	2	2	1	1	1
Phleum pratense	5	4	5	2	5	1	1	1
Festuca pratensis	5	3	5	1	4	0	0	0
Deschampsia caespitosa	1	0	3	0	5	0	1	0
Glechoma hederacea	2	0	3	2	4	1	0	0
Cnidium dubium	1	0	2	0	3	0	1	0
Carex vulpina			1	0	4	1	4	2
Ranunculus repens			2	0	5	1	4	3
Galium uliginosum			1	0	3	0	0	0
Факультативные аллювиафобы								
Geranium pratense	4	2	4	3	1	1	1	0
Vicia cracca	4	2	4	4	4	4	2	2
Poa palustris			5	3	5	4	3	4
Псевдоаллювиафобы								
Lathyrus pratensis	3	3	3	3	4	1	0	0
Elytrigia repens	4	4	5	5	4	4	4	2
Индифферентные								
Carex praecox	3	4	3	2	2	1	2	1
C. acuta			0	1	3	2	3	2
Факультативные аллювиафилы								
Alopecurus pratensis	3	5	4	4			4	3
Achillea cartilaginea			2	2	2	3	2	4
Последовательные аллювиафилы								
Bromopsis inermis	3	5	4	6	2	6	0	1
Phalaroides arundinacea	1	2	1	5	2	6	5	6
Heracleum sibiricum	2	2	1	3	0	0	0	0
Veronica longifolia			1	3	1	1	0	2
Cirsium setosum	1	2	1	3	0	2	0	0

Примечание. 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 — уровни значимости; УК — умеренно краткопоемная; СС — собственно среднепоемная; УС — удлиненно среднепоемная; УД — умеренно долгопоемная; с — слабая аллювиальность («А», по Л. Г. Раменскому, <4); д — деятельная аллювиальность («А» > 4).

ТАБЛИЦА 2

Влияние аллювиальности и выпаса на обилие (покрытие) некоторых видов умеренно долгопоемной ступени

Экологический параметр	Деятельная аллювиальность		Слабая аллювиальность	
	сенокос	пастбище	сенокос	пастбище
	среднее значение			
Увлажнение («У»)	84	84	84	79
Аллювиальность («А»)	6.9	5.3	3.7	3.9
Пастбищная дигрессия («ПД»)	3.2	4.5	3.6	4.5
Число объектов	11	12	16	7
Вид	**Верхний тертиль (% проективного покрытия)**			
Phalaroides arundinacea	35	9	13	0
Beckmannia eruciformis	0	10	0	0
Elytrigia repens	0	4	0.1	2
Agrostis stolonifera	0	22	0	19
Ranunculus repens	0	19	7	0.5
Lysimachia nummularia	0	0	4	0.5
Poa palustris	0	0	4.5	2
Deschampsia caespitosa	0	0	0	16
Carex vulpina	0	0	3.5	0.3
Trifolium repens	0	0	0	1.2

нием, — диаметрально противоположны: на песчано-супесчаных почвах — жесткий постоянно действующий экотопический отбор, связанный с дефицитом и влаги, и элементов минерального питания, сочетается с минимальной конкуренцией за свет, а на тяжелосуглинистых почвах слабый экотопический отбор

ТАБЛИЦА 3

Реакция *Carex acuta* на фактор аллювиальности в зависимости от обилия *Phalaroides arundinacea* (% проективного покрытия, верхний тертиль)

Вид	Ступень поемности			
	собственно долгопоемная		особо долгопоемная	
	Ступень аллювиальности			
	деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная	деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная
Phalaroides arundinacea	53	1.5	8	6
Carex acuta	3	18	50	19

сочетается с усиленной конкуренцией за свет. Такая эколого-ценотическая ситуация в процессе эволюции привела к формированию, с одной стороны, эколого-ценотической группы мелколистных низкорослых псаммофилов-гелиофилов, а с другой — более высокорослых псаммофобов (табл. 4).

С переходом от краткопоемных ступеней к среднепоемным «замкнутость иссушения» (Куркин, 1973, 1976) песчано-супесчаных почв ослабляется. Поэтому ослабление или даже полная утрата псаммофобности в этом направлении у таких видов, как *Festuca pratensis* L., *Phleum pratense* L. и *Festuca rubra* L., следует рассматривать как экотопичное. С другой стороны, резкое уменьшение

ТАБЛИЦА 4

Гранулометрический профиль почв как фактор экотопического распределения видов (на фоне слабой аллювиальности)

Вид	Ступень аллювиальности поемности					
	СКП		УКП		ССП	
	Гранулометрический профиль					
	суг	суп	суг	суп	суг	суп
Псаммофобы						
Geranium pratense	5	0	4	0	4	1
Alopecurus pratensis	2	1	3	0	4	1
Galium verum	5	2	5	2	4	1
Festuca pratensis	5	0	5	0	5	3
Индифферентные						
Poa pratensis	4	5	4	4	3	4
«Амфотерные»						
Phleum pratense	3	1	5	4	5	5
Festuca rubra	5	2	3	3	2	5
Carex praecox	2	4	3	4	3	2
Псаммофилы						
Agrostis tenuis	1	3	1	3	1	3
Rumex acetosella	0	3	0	2	0	2

Примечание. Ступени поемности: СКП — собственно краткопоемная; УКП — умеренно краткопоемная; ССП — собственно среднепоемная. Типы гранулометрического профиля почв: суг — тяжелосуглинистый, суп — песчано-супесчаный.

значимости *F. rubra* на суглинистых почвах при переходе от краткопоемных ступеней к среднепоемным, видимо, ценотично — определяется затенением ее на среднепоемных суглинках верховозлаковыми травостоями. Явно ценотипично распределение и *Carex praecox* Schreb. Однако оно связано уже не со световой, а с корневой конкуренцией. На краткопоемных ступенях *C. praecox* выступает как псаммофил, но на среднепоемных — «избегает» песчано-супесчаных экотопов, поскольку здесь она утрачивает свои конкурентные преимущества, связанные с перехватом влаги осадков, и одновременно проигрывает в корневой конкуренции за элементы питания дернообразующей *Festuca rubra*.

В распределение видов по градиенту рН конкуренция затенения вносит особенно сильные искажения (Ellenberg, 1958; Культиясов, 1982; Работнов, 1985; Разживин, 1986). Это обусловливается тем, что большинство видов луговых трав имеет весьма широкий диапазон приемлемых для них градаций рН. Однако аутэкологический оптимум у них приурочен к более богатым нейтральным почвам. Истинных ацидофилов, аутэкологический оптимум у которых приурочен к кислым почвам, среди луговых трав мало. Векторы элиминирующего действия рН и конкуренции за свет диаметрально противоположны: на более богатых нейтральных почвах создаются более мощные травостои, а на более бедных кислых — менее сомкнутые и более низкорослые. На краткопоемных ступенях эти различия выражены слабо. Но при переходе к более увлажненным среднепоемным ступеням конкуренция за свет возрастает, причем особенно резко на более богатых нейтральных почвах. Поэтому естественно ожидать, что менее высокорослые и более светолюбивые виды будут вынуждены на этих ступенях, избегая затенения, превращаться из потенциальных нейтрофилов в ценотически обусловленные «ацидофилы».

Как показывают данные табл. 5, на собственно краткопоемной ступени в качестве последовательных нейтрофилов себя проявляют не только относительно высокорослые виды (*Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch., *Thalictrum minus* L., *Phlomis tuberosa*), но и такие розеткообразующие, как *Taraxacum officinale* Web. ex Wigg. и *Achillea millefolium* L. Все они концентрируются на экотопах с более богатыми суглинистыми почвами. Индифферентными к pH на данной ступени выступают: с одной стороны, группа псаммофобов (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Fragaria viridis* Duch. и др.), а с другой — группа псаммофилов (*Potentilla argentea* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Sedum acre* L.). Для видов с неопределенным («амфотерным») отношением к pH характерно то, что на супесчаных почвах у них отмечается тенденция к нейтрофильности, а на суглинистых — явно выраженная «ацидофильность» (табл. 5). Если учесть, что все виды с таким типом поведения относятся либо к низовым злакам (*Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin.), либо к розеточным двудольным (*Plantago media* L., *Filipendula vulgaris* Moench., *Trifolium pratense* L.), то очевидно, что их «ацидофильность» на суглинистых почвах ценотически обусловлена: затенением на нейтральных суглинках и «осветлением» — на суглинках с умеренно кислой pH.

Как показывают данные табл. 6, ниже — на умеренно краткопоемной ступени — в качестве нейтрофилов в основном выступают верховые злаки. Далее для этой ступени характерно обилие числа видов с индифферентным отношением к pH, что, видимо, отражает уравновешивание для них экотопических преимуществ нейтральных почв и ценотических — умеренно кислых. В число «ацидофилов» на данной ступени попадает целый ряд видов бобовых [3] (*Trifolium pratense*, *T. montanum* L., *Astragalus danicus* Retz. и *Lotus corniculatus* L.), в потенциальной нейтрофильности которых сомнений нет.

Еще «ниже» — в пределах собственно среднепоемной ступени — на деятельно аллювиальных экотопах с pH, близкой к нейтральной, господствует синузия высокорослых аллювиофилов (*Phalaroides arundinacea*, *Bromopsis inermis*, *Veronica longifolia* L., *Heracleum sibiricum* L., *Cirsium setosum* M. B. и др.), а на слабо аллювиальных — *Phleum pratense* и *Festuca pratensis* (табл. 7). Характерно поведение *Geranium pratense* L. и *Galium rubioides* L.: на деятельно аллювиальных экотопах они, «уклоняясь» от конкуренции за свет с аллювиофилами, выступают в роли «ацидофилов», но на слабо аллювиальных экотопах, успешно конкурируя за свет с *Phleum pratense* и *Festuca pratensis*, становятся нейтрофилами. Особенно многочисленна на данной ступени группа «ацидофилов»: если на собственно краткопоемной ступени она включала 7 видов, на умеренно краткопоемной — 12, то на данной — собственно среднепоемной — 18 видов! Наряду с истинными (облигатными) ацидофилами (*Nardus stricta* L., *Rumex acetosella* L., *Dianthus deltoides* L., *Carex leporina* L. и *C. nigra* Reichard.) здесь она включает и те виды, которые на более краткопоемных ступенях с менее напряженной конкуренцией за свет выступали как нейтрофилы (*Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*).

Итак, pH — наименее надежный критерий для экологической классификации луговой растительности в поймах рек. Распределение в отношении этого фактора более экотопично на краткопоемных ступенях и становится преимущественно ценотопичным на среднепоемных.

---

[3] За исключением таких более высокорослых безрозеточных видов, как *Medicago falcata* L. и *Vicia cracca* L.

ТАБЛИЦА 5

Экотопическое распределение видов на собственно краткопоемной ступени

Вид	Экотоп					
	суглинистый		двуслойный		супесчаный	
	нейтр.	ацид.	нейтр.	ацид.	нейтр.	ацид.
Нейтрофилы						
Alopecurus pratensis	3	1	2	1	0	1
Seseli libanotis	4	1	2	2	0	1
Thalicthrum minus	3	1	4	2	0	0
Phlomis tuberosa	2	0	3	1	0	0
Achillea millefolium	5	3	4	3	3	1
Taraxacum officinale	5	3	3	1	2	0
Индифферентные к pH						
Phleum pratense	3	4	3	3	0	1
Festuca pratensis	5	5	4	4	0	0
Fragaria viridis	5	6	4	5	0	0
Elytrigia repens	4	4	3	4	2	3
Potentilla argentea	2	1	2	1	4	5
Berteroa incana	0	0	2	1	5	5
Sedum acre	0	0	0	1	5	5
«Амфотерные» к pH						
Poa pratensis	3	5	4	4	5	5
Koeleria delavignei	0	5	2	3	2	1
Trifolium pratense	3	6	4	4	2	0
Ranunculus polyanthemos	1	5	1	1	2	0
Filipendula vulgaris	2	6	2	5	2	0
Plantago media	1	4	3	5	3	1
Ацидофилы						
Leucanthemum vulgare	1	3	2	3	0	0
Stellaria graminea	4	5	2	4	2	3
Festuca rubra	3	5	4	4	2	3
Astragalus danicus	1	4	3	3	2	4
Plantago lanceolata	0	0	1	4	0	4
Agrostis tenuis	1	3	1	2	2	5
Erigeron acer	0	0	0	1	0	5
Rumex acetosella	0	0	0	1	2	4

Примечание. нейтр. — $pH_{сол} > 5$, ацид. — $pH_{сол} < 5$.

Так кто же прав? Б. М. Миркин или И. М. Культиясов? Если рассматривать распределение видов по ступеням такого экологического фактора, как поемность, то казалось бы, что ближе к истине Миркин. Однако и в этом случае игнорирование ценотического фактора делает непонятным стабилизацию растительности по ступеням поемности, а в отношении некоторых видов приводит просто к неверным выводам. Что же касается такого фактора, как pH, то рас-

ТАБЛИЦА 6

Экотопическое распределение видов на умеренно краткопоемной ступени

Вид	Экотоп			
	суглинистый		двуслойный	
	нейтр.	ацид.	нейтр.	ацид.
Нейтрофилы				
Elytrigia repens	5	4	5	3
Bromopsis inermis	4	2	4	1
Alopecurus pratensis	3	3	4	0
Seseli libanotis	3	2	4	0
Индифферентные к pH				
Phleum pratense	5	5	4	4
Festuca pratensis	5	4	4	3
Galium verum	5	5	5	5
Fragaria viridis	4	4	3	3
Geranium pratense	4	4	3	3
Medicago falcata	4	4	5	4
Rumex thyrsiflorus	4	3	4	5
Dianthus fischeri	3	2	4	5
Taraxacum officinale	2	3	3	4
Achillea millefolium	3	4	5	5
Centaurea jacea	4	3	3	3
Ацидофилы				
Poa pratensis	3	5	2	3
Carex praecox	3	4	2	3
Trifolium pratense	3	4	2	5
T. montanum	2	4	3	5
Agrostis tenuis	0	3	0	4
Nardus stricta	0	0	0	3
Astragalus danicus	1	2	2	4
Lotus corniculatus	2	2	2	5
Filipendula vulgaris	1	3	3	5
Festuca rubra	2	2	2	4

Примечание. нейтр. — $pH_{сол} > 5$, ацид. — $pH_{сол} < 5$.

пределение в отношении его многих видов не столько экотопично, сколько ценотично. Но отношение к pH многих видов не столько опосредуется конкуренцией за свет, сколько «извращается» ею.

С учетом того, что конкуренция за свет оказывает сильное влияние на экотопическое распределение видов, целесообразно рассмотреть, как это распределение изменится под воздействием постоянного выпаса, резко ослабляющего конкуренцию за свет. Поскольку последняя во многих случаях искажает или даже «извращает» истинно экотопическое распределение видов, можно предположить, что на постоянных пастбищах распределение видов должно быть ближе к чисто экотопическому, чем на сенокосах. К сожалению, все без исключения исследователи пастбищ фактически игнорируют конкурентные факторы, рассматривая влияние чего угодно, только не их!

ТАБЛИЦА 7

Экотопическое распределение видов на собственно среднепоемной ступени

Вид	Экотоп					
	суглинистый				супесчаный	
	деятельно аллювиальный		слабо аллювиальный		деятельно аллювиальный	слабо аллювиальный
	нейтр.	ацид.	нейтр.	ацид.	нейтр.	ацид.
Нейтрофилы						
Bromopsis inermis	6	6	5	3	6	1
Phalaroides arundinacea	6	2	1	0	4	0
Veronica longifolia	3	1	2	0	3	2
Heracleum sibiricum	3	1	2	0	1	0
Cirsium setosum	3	2	1	0	0	0
Artemisia procera	0	0	0	0	5	0
Индифферентные к pH						
Phleum pratense	2	1	5	5	0	5
Festuca pratensis	2	0	5	5	0	3
«Амфотерные» к pH						
Geranium pratense	2	5	5	3	1	1
Galium rubioides	2	4	6	3	0	0
«Ацидофилы»						
Elytrigia repens	4	5	4	5	3	2
Alopecurus pratensis	3	6	3	5	2	1
Ranunculus auricomus	1	0	2	4	0	1
Trifolium pratense	1	0	2	4	0	3
Poa pratensis	3	3	2	4	1	3
Carex praecox	2	3	2	4	2	2
Deschampsia caespitosa	0	0	2	4	0	5
Ranunculus acer	0	0	2	4	0	5
Festuca rubra	0	0	1	3	0	5
Potentilla anserina	0	0	1	1	0	5
Agrostis tenuis	0	0	0	0	0	3
Nardus stricta	0	0	0	0	0	3
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	3
Carex leporina	0	0	0	0	0	3
C. nigra	0	0	0	0	0	3

Примечание. нейтр. — $pH_{сол} > 5$, ацид. — $pH_{сол} < 5$.

Общеизвестно, что под влиянием выпаса разрастаются и получают преобладание виды с приземным облиствением. Наши материалы, собранные в процессе разработки экологической классификации пойменных пастбищ как модификаций соответствующих экологических типов пойменных сенокосов, это подтверждают. Облигатно разрастающимися под влиянием выпаса на всех экологических типах пойменных лугов оказались *Taraxacum officinale*, *Leontodon autumnalis* L., *Potentilla anserina* L., *Plantago major* L., *Festuca valesiaca* Gaud., *Trifolium repens* L., *Artemisia austriaca* Jacq., *Ranunculus repens*, *Agrostis stolo-*

nifera L., *Alisma plantago-aquatica* L. и некоторые другие. Обычно их разрастание объясняют тем, что при отчуждении (стравливании) они теряют меньшую часть своей надземной массы, нежели высокорослые (Смелов, 1947, и мн. др.). Против этого возражений нет. Но совершенно очевидно, что в сенокосных травостоях все эти виды интенсивно подавляются затенением. И потому связанное с выпасом почти полное освещение их фотосинтезирующих органов, вероятно, является важнейшим фактором их разрастания на постоянно стравливаемых пастбищах. В пользу этого, в частности, свидетельствует тот факт, что на пастбищах разрастаются не столько плохо поедаемые виды приземного облиствения, сколько такие отлично поедаемые, как *Trifolium repens*. В пользу этого говорят и данные наших стационарных исследований многолетней динамики лугов Барабинской лесостепи, где после «великой» засухи 1951—1955 гг., основательно изредившей луговые травостои, имела место вспышка массового возобновления и разрастания таких видов приземного облиствения, как *Taraxacum bessarabicum* (Horn.) Hand.-Mazz., *Cirsium esculentum* C. A. Mey., *Plantago major* L., *Limonium gmelini* (Willd.) Kuntze, *Glaux maritima* L., *Potentilla anserina*, что несомненно связано с резким ослаблением фитоценотической конкуренции вообще и за свет — прежде всего (Куркин, 1957, 1976).

Наши данные подтверждают почти полное исчезновение под воздействием постоянного выпаса таких высокорослых трав, как *Phalaroides arundinacea*, *Thalictrum* и *Vicia cracca*. Конечно, это связано с тем, что при выпасе высокорослые травы лишаются гораздо большей части своих надземных органов, нежели травы приземного облиствения. Но ведь одновременно высокорослые травы лишаются и своего основного конкурентного преимущества, заключающегося в перехвате света у низкорослых.

Следует иметь в виду, что на пастбищах не только резко ослабляется конкуренция за свет, но и одновременно резко возрастает корневая конкуренция как вследствие разрастания низовых дернообразующих злаков (на стадиях умеренной пастбищной дигрессии), так и обусловленного выпасом укорочения у всех видов корневых систем и их концентрации в верхних горизонтах почвы. Поэтому фактически на постоянных пастбищах высокорослые травы из подавляющих (в конкуренции за свет) превращаются в подавляемые (усиленной корневой конкуренцией).

Без учета обострения корневой конкуренции под воздействием умеренного выпаса невозможно понять выявленные нами «аномалии» в реакции на такой выпас и типично пастбищных видов трав. Так, например, общеизвестно, что *Festuca rubra* при выпасе разрастается. Однако оказалось, что она изреживается на тех краткопоемных пастбищах, где под воздействием выпаса разрастаются *Carex praecox* и *Festuca valesiaca*. Или другой пример. *Deschampsia caespitosa* и *Poa pratensis* принадлежат к видам, интенсивно разрастающимся при выпасе. Однако на лугах, переходных от краткопоемных к долгопоемным, где под влиянием выпаса интенсивно разрастается *Agrostis stolonifera*, образуя сплошной «ковер», и щучка и мятлик не только не разрастаются, но, наоборот, изреживаются.

Заключение

Изложенного, на наш взгляд, достаточно, чтобы продемонстрировать огромную и пока еще практически не изученную роль системного взаимодействия экотопических режимов с режимами конкуренции в определении как пространственного распределения видов на лугах, так и в определении их динамики. В связи с этим очевидно, что разрабатывать экологическую классификацию луговой растительности необходимо с учетом не столько доминантов вообще, сколько с учетом виолентов-эдификаторов и их конкурентно-трансформирующего воздействия на экотопическое распределение прочих видов.

Изложенное свидетельствует также о том, что для реального (адекватного) познания взаимодействий экотопических и конкурентных факторов абстрактные схемы (и построенные исходя из них математические модели) хотя и полезны, но недостаточны, ибо они не могут предусмотреть всех сложностей этих взаимодействий и учесть специфичность действия экотопических факторов в различных ситуациях. Необходим конкретный содержательный анализ этих ситуаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ипатов И. С., Кирикова Л. А. Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 5. С. 580—587. — *Короткий М. Ф.* К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы (по исследованиям в Торопецком уезде в 1908 г.). Материалы по изучению растительности Псковской губернии. Вып. 1. Псков, 1912. 263 с. — *Культиясов И. М.* Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с. — *Куркин К. А.* Луга Барабы и их улучшение. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 148 с. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 137—148. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 437—447. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 6. С. 723—732. — *Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В.* Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1023—1034. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 138 с. — *Норин Б. Н.* О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 6. С. 745—764. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1297—1309. — *Онипченко В. Г.* Механизмы обособления экологических ниш у наземных растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 5. С. 687—695. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с. — *Разживин В. Ю.* Влияние реакции почвы на распределение растений в нивальных сообществах на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1089—1097. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова (оттиск из «Вестника опытного дела» за 1924 г.). Воронеж, 1925. С. 1—37. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Смелов С. П.* Биологические основы луговодства. М.: Сельхозгиз, 1947. 232 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Ellenberg H.* Bodenreaction (einschliβlich Kalkfrage) // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin; Göttingen; Heidelberg: Springer-Verlag, 1958. Bd 4. S. 638—708.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов.

Получено 10 V 1988.

SUMMARY

The analysis of the effect of the phytocoenotical competition on the ecotopic allocation of species has been carried out on the basis of data collected in 1982—1987 for ecological classification of meadow vegetation of the Oka flood plain. The competition for light plays the main role in the ecotopic allocation of species on flood-plain hay-fields. It makes differences in vegetation according to flooding grades more distinct and stabilize them. The distribution of species in accordance with type of granulometric profile of soils is also ecotopic. The competition for light misrepresents the distribution of species in accordance with alluviality factor: nanous alluviaphyles behave as alluviaphobes. The distortion is even greater when the differentiation of species with regard to pH of soils is considered. In order to understand the objective laws of the species allocation on pastures, it is necessary to take into account both significant reduction of competition for light here and the intensification of root competition (at the stage of moderate pasture digression).

УДК 581.55

А. Б. Ястребов

ФОРМИРОВАНИЕ ИВАМИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ТРАВЯНИСТОГО ПОКРОВА

A. B. YASTREBOV. THE FORMATION OF THE SPATIAL STRUCTURE OF HERBACEOUS COVER BY WILLOWS

Изучено влияние ивовых кустов на горизонтальную расчлененность, квантованность травянистого покрова. Показано, что ивы всегда создают новые формы квантованности, образуя коном. Разобраны конкретные примеры этого явления. Отмечено, что площадь новых квантов обычно меньше площади кроны кустов, хотя в отдельных случаях возможно создание квантов, распространяющихся к северу за пределы куста. Разобраны случаи, когда ивняк располагается на границе луговых сообществ. Изучение квантованности травянистой растительности под влиянием ив позволило углубить флористический и экологический анализ этого влияния.

Данная работа является непосредственным продолжением ранее опубликованной статьи (Ястребов, 1989). Она выполнена на том же материале, который представляет собой результаты картирования прямоугольных участков луга, включающих отдельно стоящие кусты ив, на площадках 0.5×0.5 м. В предыдущей статье мы пришли к выводу, что в основном влияние ив сводится к разрушению травянистого покрова луга, снижению обилия или выпадению ряда луговых видов. Складывающаяся в результате влияния ив травянистая растительность в большой степени зависит от конкретной ситуации, так как ивняки своей свиты травянистых растений не имеют. Наиболее универсальным путем воздействия ив мы считаем обогащение почвы азотом за счет опада. Затенение слабо влияет на травянистую растительность. Зоны влияния ив могут не совпадать с абрисом крон. В некоторых случаях они могут сосредоточиваться лишь в центре куста, в других — выходить за его пределы в виде более или менее выраженной «тепловой» или световой тени. Такое несовпадение побудило нас к специальному исследованию форм горизонтального расчленения растительного покрова, связанных с влиянием ив. Данная работа является результатом этого исследования.

Известно, что растительность неравномерно распределена по площади, что всегда можно выделить участки, различающиеся закономерностями пространственного сложения растительного покрова (Ниценко, 1972, 1973; Ипатов, Кирикова, 1985). Такие участки мы вслед за В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1985) будем называть квантами растительного покрова, или просто квантами. Существование квантов подразумевает наличие между ними более или менее выраженных границ. Границы могут быть расплывчатыми или достаточно резкими, могут наблюдаться более или менее выраженные контактные зоны (Ниценко, 1973), однако большое разнообразие и плохая морфологическая выраженность границ ни в коей мере не ставят под сомнение существование самих квантов (Ниценко, 1973; Ипатов, Кирикова, 1985). Однако размытость и нечеткость границ, безусловно, создают определенные методические трудности в выявлении квантов. Поэтому при анализе горизонтального расчленения растительного покрова под влиянием ив мы придерживаемся следующих двух положений. Во-первых, считаем, что провести границу между квантами в виде линии нельзя, что «границы эти условны в том смысле, что указывают на зону перехода одного кванта в другой» (Ипатов, Кирикова, 1985 : 257). В связи с этим можно указать лишь примерное расположение границы. Во-вторых, выделение квантов не может производиться на глаз в полевых условиях, здесь необходима объективная методика.

В настоящее время все методики выделения квантов предназначены для работы с трансектами, рядами (Василевич, 1975; Ипатов, Кирикова, 1985; Пааль, 1988). В нашем случае этого явно недостаточно, так как для нас представляет интерес именно пространственное, двумерное расположение квантов. Поэтому нам пришлось разработать свой метод вычленения квантов. Он построен на анализе расположения отдельных площадок в многомерной системе координат, где по каждой оси откладывается обилие какого-либо вида, выделения на этой основе групп площадок и рассмотрении расположения этих площадок на участке. В качестве меры близости площадок в многомерном пространстве используются евклидовы расстояния (Василевич, 1969).

Разделение объектов в многомерном пространстве на отдельные группы является типичной задачей кластерного анализа. Нам представляется разумным использовать односвязный метод этого анализа, в котором анализируются расстояния лишь до ближайших (в многомерном пространстве) площадок, так как евклидовы расстояния начиная с некоторых, достаточно больших значений теряют смысл (Василевич, 1969). Алгоритм этого метода таков. Предположим, что у нас уже имеется какое-либо разбиение и мы хотим его улучшить. Разумно делать это следующим способом. Сперва рассмотрим все площадки и определим расстояния от них до ближайших к ним в каждой группе, а затем перенесем каждую площадку в ту группу, для которой это расстояние минимально. Так будем делать до тех пор, пока следующий шаг алгоритма уже ничего не изменит. Такая методика не всегда приводит к определенному результату. Возможен случай, когда имеется пара близких площадок, находящихся в разных группах, которые на каждом шаге алгоритма будут меняться местами. В этом случае такую пару нужно отнести к той группе, расстояние до ближайшей площадки которой от этой пары минимально. Легко показать, что существует некое первичное разбиение, такое, что, каким бы исходным разбиением мы ни воспользовались для анализа, каждая группа этого первичного разбиения целиком войдет в какую-либо группу окончательного результата. Кроме того, в каждой группе этого первичного разбиения существует одна площадка (в дальнейшем мы будем именовать ее центральной площадкой группы или кванта; о способе ее нахождения см. далее), которая целиком определяет судьбу всей группы в том смысле, что вся группа в конце концов окажется в той единице исходного разбиения, к какой была отнесена эта площадка. Нам представляется, что группы первичного разбиения могут рассматриваться в качестве естественных групп, а для их характеристики может быть использована их центральная площадка, так как она является наиболее типичной, модальной площадкой группы. При этом для разграничения групп первичного разбиения не используются никакие устанавливаемые исследователем пороги, что представляется нам очень важным достоинством метода. В этом смысле указанная методика сходна с методом рядов распределения Б. Н. Норина (1971 : 214) и обладает тем же самым недостатком, который «заключается в том, что ранг выделенных единиц не всегда устанавливается». Однако, используя описанную методику, мы можем провести иерархический анализ, рассматривая в качестве объектов для него группы, полученные на первом этапе, и определив расстояние между группами как минимальное расстояние между площадками, принадлежащими сравниваемым группам.

Технически первичное разбиение может быть найдено самыми различными способами. Наиболее простым нам представляется следующий. Возьмем наугад любую площадку. Присоединим к ней ближайшую. Далее, среди еще не присоединенных площадок найдем площадку, расстояние от которой до ближайшей (уже выбранной) минимально, и присоединим ее к последней. При этом будем фиксировать последовательность расстояний, на которых мы присоединяем площадки. Если в ряду таких расстояний встретится локальный максимум (т. е. расстояние, превышающее как предыдущее, так и последующее), это означает, что мы перешли к новой группе первичного разбиения. Минимумы в ряду расстояний соответствуют присоединению центральной площадки, если последующее расстояние меньше предыдущего, или к центральной площадке, если соотношение между последующим и предыдущим расстояниями обратное. Процесс продолжается до тех пор, пока не будут рассмотрены все площадки. Опыт работы указанным методом показал, что, во-первых, интерпретируемое разбиение можно получить лишь на некотором уровне иерархии, т. е. проведя первичное разбиение, затем анализ с полученными группами и т. д. (это, вероятно, связано с большим числом исследуемых площадок, часто одинаковых или близких), во-вторых, что метод обладает определенным недостатком. Дело в том, что для образования новых групп необходимо, чтобы группа была представлена минимум двумя объектами. Если на уровне первичного объединения, когда работа идет с площадками, это несущественно, то на высших уровнях иерархии представляет значительную опасность, так как может привести к потере кванта, уже оформившегося полностью на предыдущем этапе. Единицы одного и того же ценотического ранга могут выделяться на разных уровнях иерархии, поэтому определение этих рангов остается задачей исследователя. В связи с этим необходимо просматривать также кванты более низких уровней, а к выделению квантов на высших уровнях иерархии нужно подходить с большой осторожностью. Во-первых, необходимо убедиться, действительно ли кванты отграничены достаточно хорошо, так как в принципе метод будет работать даже в том случае, когда квантов вовсе нет. Для того чтобы убедиться, что сформированные кванты не случайны, необходим дополнительный анализ ряда расстояний, на которых мы объединяли объекты, строя первичное разбиение. В случае, когда квантов нет, этот ряд представляет собой ряд случайных величин, распределенных по одному и тому же статистическому закону. К нему применимо распределение Г. С. Розенберга (1984), описывающее расстояния между максимумами в случайном ряду варьирования. В нашем случае это распределение будет описывать количества объектов в группах, так как число максимумов совпадает с числом выделенных групп (см. описание алгоритма). Среднее количество объектов в группе, если кванты отсутствуют, равно 3. Когда точная форма распределения известна (Розенберг, 1984), проверка статистической гипотезы о равенстве среднего количества объектов в группе 3 (т. е. об отсутствии квантов) не представляет затруднений. Во-вторых, необходимо убедиться, что выделенные нами кванты состоят из площадок, расположенных рядом друг с другом на участке (т. е. убедиться в том, что мы имеем дело действительно с пространственным, а не с таксономическим членением растительного покрова). Для этого можно воспользоваться какой-либо мерой, близкой по содержанию к коэффициенту сегрегации Е. С. Pielou (Василевич, 1969), или положиться на визуальную оценку.

Опыт показывает, что этих двух проверок оказывается мало. Для правильного суждения необходимо провести еще одну, а именно посмотреть, как распределяются по участку расстояния от центральной площадки каждого кванта (двумерный аналог ряда расстояний от исходной площадки, по Ипатову и Кириковой, 1985). При рассмотрении карт распределения этого признака по участку, квант должен хорошо отделяться от окружающих. Такая проверка часто помогает выявить кванты предыдущего уровня иерархии, ошибочно присоединенные алгоритмом к каким-либо квантам последующего уровня.

Для анализа квантованности необходимо принять во внимание следующее. Большинство видов в пределах кванта пе распределено равномерно, особенно это касается редких видов. Исходя из этого В. И. Василевич (1972) предлагает пользоваться не значениями обилий на площадке, а принадлежностью последней к зонам высокой или низкой встречаемости этого вида. Нам представляется, что в нашем случае достаточно простого увеличения размера площадки или пространственного сглаживания (что то же самое). По этому пути пошли, например, Ю. И. Прейс и Ю. И. Самойлов (1977). Поэтому мы заменили значения покрытий на площадках на средние из 9 окружающих, т. е. по сути дела перешли к площадкам размером 1.5×1.5 м, перекрывающим друг друга на 2/3. Это, конечно, должно снизить точность проведения границ, но это, по-видимому, не имеет большого значения, так как границы могут быть проведены лишь примерно (см. выше). После этого данные покрытия были переведены в балльные оценки способом, изложенным ранее (Ястребов, 1989).

На основании вышеизложенного мы провели анализ горизонтального расчленения травянистого покрова на всех четырех исследуемых участках. Расчеты были осуществлены на ЭВМ ЕС-1045 по специализированной программе «КАRТА». Рассмотрим характер квантованности раздельно по участкам.

На 1-м участке выделилось 3 кванта (рис. 1). Ботаническая характеристика этих квантов (точнее, их центральных площадок) приведена в табл. 1. Наиболее отличается от остальных 2-й квант, расположенный в центре куста (рис. 1). Здесь изреживается *Filipendula ulmaria*, и ведущую роль начинает играть *Equisetum fluviatile*, располагающийся в межкочиях. Там же появляется *Naumburgia thyrsiflora*. На кочках появляются более требовательные к богатству почвы азотом виды — *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*. Изменения растительности происходят в основном благодаря обогащению почвы азотом за счет опада (а также, возможно, за счет разложения деградирующих кочек). Обеспеченность азотом по шкалам H. Ellenberg (1974) возрастает на 0.65 баллов (все приводимые значения достоверны на 1 %-ном уровне значимости). Кроме того, изменяется «континентальность» (как и в предыдущей статье, мы полагаем, что шкала континентальности Ellenberg в нашем случае отражает резкость колеба-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика квантов растительного покрова на 1-м участке

Вид	Номер кванта		
	1	2	3
Carex acuta L.	25	—	—
Lysimachia vulgaris L.	6	3	—
Equisetum fluviatile L.	34	45	18
Viola palustris L.	1	18	1
Veronica longifolia L.	1	11	1
Scutellaria galericulata L.	1	8	—
Carex cespitosa L.	—	8	1
Angelica sylvestris L.	—	8	—
Valeriana officinalis L.	—	5	—
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	—	3	1
Geranium palustre L.	—	3	—
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	—	3	—
Athyrium filix-femina (L.) Roth	—	3	—
Barbarea vulgaris R. Br.	—	3	—
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	46	21	92

Примечание. Здесь и далее в таблицах для характеристики квантов используются относительные (в процентах от общего) покрытия видов на центральной площадке кванта.

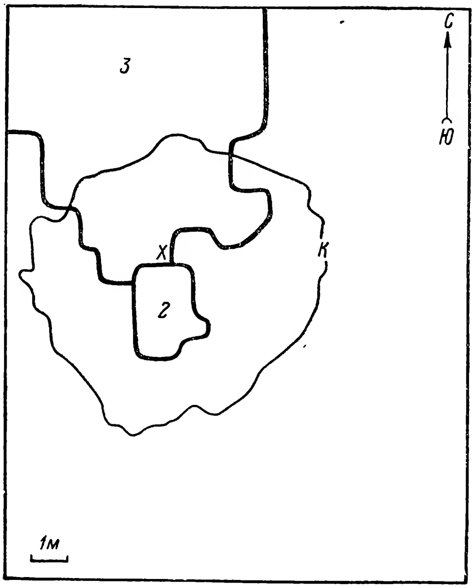


Рис. 1. Расположение квантов растительного покрова на 1-м участке.

1—3 — номера квантов, *К* — абрис кроны, *Х* — центр куста. Толстыми линиями показаны границы между квантами.

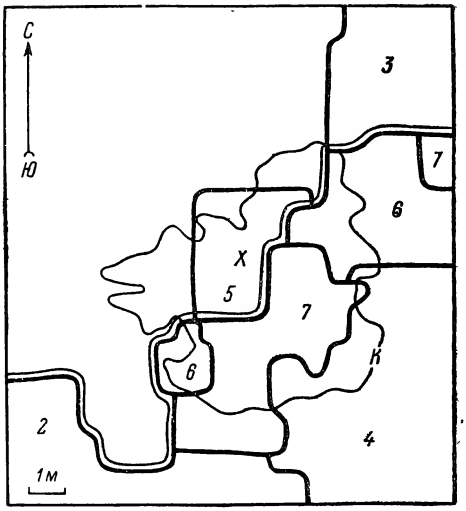


Рис. 2. Расположение квантов растительного покрова на 2-м участке.

1—7 — номера квантов, *К* — абрис кроны, *Х* — центр куста. Толстыми линиями показаны границы между квантами, двойной линией — граница между пачками квантов.

ний микроклимата) — уменьшается на 1.24 балла. Меньшими изменениями характеризуется 3-й квант. Он обязан своим формированием, безусловно, также иве и представляет собой своеобразную «тень». По сравнению с 1-м квантом отмечено снижение «континентальности» на 1.20 балла, однако обогащения азотом, естественно, не происходит. Обеспеченность азотом 3-го кванта по сравнению со 2-м меньше на 0.57 балла. В 3-м кванте ведущую роль играет *Filipendula ulmaria*, в остальном его растительность является промежуточной между 1-м и 2-м квантами (табл. 1). В этом смысле он является как бы зоной неполного влияния куста.

Второй участок представляет собой зарастающую вырубку, и, видимо, вследствие гетерогенности среды растительность его очень пестра. На нем выделяется 7 квантов (рис. 2, табл. 2). Экологически участок сразу разделяется пополам на две пачки квантов (термин Ипатова и Кириковой, 1985) благодаря изменениям условий увлажнения (кванты 1, 3 и 5, с одной стороны, и кванты 2, 4, 6 и 7 — с другой). Причина этому — небольшой уступ поверхности, пересекающий участок. По шкалам Ellenberg увлажнение первой пачки превышает увлажнение второй в среднем на 0.56 балла. Из-за этого в первой пачке квантов сильно возрастает роль таких видов, как *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens* и *Deschampsia cespitosa* (табл. 2). Кроме того, в распределении квантов играет роль гетерогенность среды в отношении богатства азотом. Так, 2-й и 3-й кванты выделяются из остальных относительной обогащенностью этим элементом (судя по шкалам Ellenberg), а 1-й квант — относительной бедностью. Это может быть как следствием мозаичности, существовавшей в лесу до вырубки, так и результатом неравномерности воздействия человека во время рубки. Такая ситуация могла возникнуть из-за недавнего пожара или вследствие разрастания отдельных видов травянистых растений, которые способны в той или иной мере влиять на среду. Так, например, 1-й квант отличается большим обилием

ТАБЛИЦА 2

Характеристика квантов растительного покрова на 2-м участке

Вид	Номер кванта						
	1	2	3	4	5	6	7
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	62	18	19	7	15	15	10
Chamerion angustifolium (L.) Holub	15	2	6	8	—	12	7
Vicia sepium L.	4	—	—	—	—	—	—
V. cracca L.	2	—	—	—	—	—	—
Urtica dioica L.	17	39	2	—	38	2	3
Dactylis glomerata L.	—	2	—	—	—	—	—
Elymus caninus (L.) L.	—	2	2	—	—	—	—
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	2	—	19	—	—	—	—
Carex sylvatica Huds.	—	—	2	—	—	—	—
Equisetum arvense L.	—	—	2	—	—	—	—
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	—	—	2	2	—	—	—
Galeopsis ladanum L.	—	—	2	2	—	2	—
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	2	2	6	26	—	2	3
Rubus idaeus L.	—	—	—	10	—	—	7
Phleum pratense L.	—	—	2	8	—	2	—
Lathyrus pratensis L.	—	—	2	3	—	2	3
Veronica chamaedrys L.	—	—	—	2	—	—	—
Juncus effusus L.	—	—	—	2	—	—	—
Carex echinata Murr.	—	—	—	2	—	—	—
C. disticha Huds.	—	—	—	2	—	—	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	28	53	35	34	69	54	52
Melampyrum nemorosum L.	2	2	2	2	4	2	3
Geranium pratense L.	—	—	—	—	—	10	10
Aegopodium podagraria L.	2	—	27	31	4	31	38
Cirsium palustre (L.) Scop.	—	2	2	2	—	4	10
Agrostis stolonifera L.	2	—	2	2	—	—	3

Filipendula ulmaria. Однако для нас важно не выяснение причин, приводящих к квантованности на участке вообще, а изучение роли ивы в этом процессе. Поэтому наиболее важно обратить внимание на 5-й и 7-й кванты, которые могут характеризовать влияние ивы во влажной и сухой частях участка, если мы будем их сравнивать с остальными квантами соответствующей пачки.

Исходя из топографического расположения квантов (рис. 2) нам представляется разумным для выявления влияния куста в более влажной части участка использовать для сравнения с 5-м подкроновым квантом луговой квант 1-й (это единственный квант пачки, имеющий с 5-м общие границы). По сравнению с этим квантом в подкроновом 5-м кванте снижается обилие *Filipendula ulmaria*, совсем исчезают *Vicia sepium* и *V. cracca*, зато увеличивается обилие *Calamagrostis epigeios* и *Urtica dioica*. Это является результатом затенения и обогащения почвы азотом под влиянием куста. Однако шкалы Ellenberg показывают лишь увеличение обеспеченности азотом (на 0.61) и раскисление (на 1.10). Достоверной разницы в оценках освещенности нет, зато есть разница в «континентальности» (1.31) в сторону ее усиления в кусте.

Сложнее обстоит дело с анализом кванта 7-го. По растительности к нему очень близок квант 6-й (табл. 2). Невелики у них и экологические различия. 7-й квант затененнее на 0.35 балла и менее «континентален» (на 0.51), чем 6-й. Но дело в том, что 6-й квант сам в значительной степени располагается под кроной (рис. 2) и, скорее всего, оба кванта можно было бы рассматривать как отдельную пачку, квант более высокого порядка, так как они топографически разорваны, а при объединении такая разорванность теряется. Поэтому для сравнения с 7-м квантом мы выберем 4-й квант, с которым он имеет наибольшую общую границу (рис. 2). По сравнению с ним 7-й более богат азотом (на 0.45

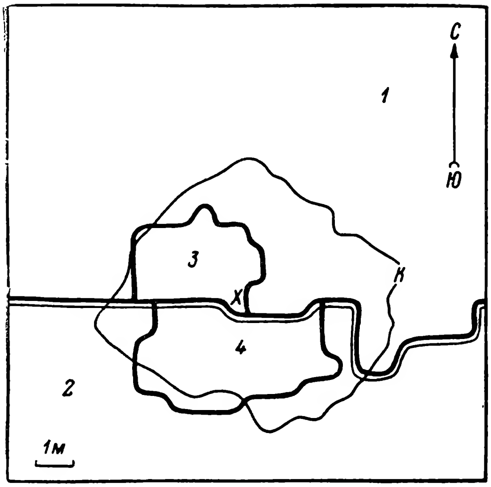


Рис. 3. Расположение квантов растительного покрова на 3-м участке.

Обозначения те же, что на рис. 2.

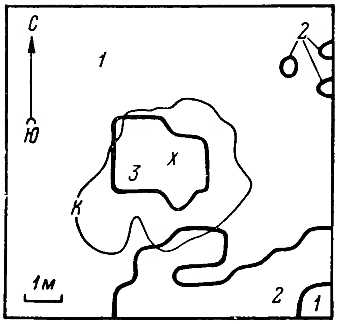


Рис. 4. Расположение квантов растительного покрова на 4-м участке.

Обозначения те же, что на рис. 1.

балла), менее закислен (на 0.38), а также более обеспечен теплом (0.16) и «континентальнее» (0.60). Растительность этого кванта отличается от окружающей примерно так же, как растительность 5-го кванта отличается от 1-го. Это — ослабление роли луговых видов, увеличение обилия *Calamagrostis epigeios* и *Aegopodium podagraria*, появление *Urtica dioica* (табл. 2). Здесь, в более сухой части участка, влияние куста на травянистую растительность сходно с таковым в его более влажной части как экологически, так и по изменению растительности.

Значительно более простую картину мы наблюдаем на 3-м участке (рис. 3, табл. 3), хотя «опыт» здесь не совсем чистый, так как участок находится под влиянием выпаса. Участок разделен на два кванта высокого порядка, две пачки квантов (1-й и 3-й, с одной стороны, и 2-й и 4-й — с другой), что объясняется наличием небольшого уклона. Пачки различаются увлажнением (северная, нижняя по склону, на 0.15 баллов влажнее), а также теплообеспеченностью (северная на 0.20 более теплообеспечена) и «континентальностью» (северная на 0.49 менее «континентальна»). Это яркий пример, когда при довольно незначительном изменении условий среды происходит значительная смена растительности (табл. 3). Здесь сообщество с господством *Deschampsia cespitosa* и *Lysimachia vulgaris* сменяется сообществом с доминированием *Calamagrostis canescens*. При этом меняется почти весь набор видов. Выделенные пачки квантов, таким образом, представляют собой не что иное, как разные сообщества. Ивовый куст оказывается на их границе. В этом смысле его положение сходно с положением куста на 2-м участке. Рассмотрим изменения экологических факторов под влиянием куста в выделенных сообществах. В них достоверно увеличивается увлажнение (на 0.54 и 0.67 баллов соответственно), ухудшается обеспеченность азотом (на 0.95 и 0.57). К сожалению, в данном случае проявляется лишь косвенное влияние куста как предохранителя от воздействия выпасаемых животных. Из специфических влияний следует отметить снижение освещенности (на 0.33 и 0.19 балла). Влияние на теплообеспеченность и «континентальность» в разных пачках разное. В северной, более влажной, теплообеспеченность под кустом снижается на 0.73 балла, а «континентальность» возрастает на 1.29. В южной, более сухой, теплообеспеченность в кусте возрастает на 0.33, а «континентальность» падает на 0.33. Различие, по-видимому, связано не с принадлежностью квантов к той или

ТАБЛИЦА 3

Характеристика квантов растительного покрова на 3-м участке

Вид	Номер кванта			
	1	2	3	4
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	50	1	50	5
Lysimachia vulgaris L.	32	—	25	2
Valeriana officinalis L.	11	3	—	2
Carex cespitosa L.	7	—	—	—
C. vesicaria L.	7	—	—	—
Mentha arvensis L.	2	—	—	—
Juncus effusus L.	2	—	—	—
Potentilla anserina L.	2	—	—	—
Epilobium palustre L.	2	—	—	—
Carex flava L.	2	—	—	—
Ranunculus acris L.	2	—	—	2
Agrostis stolonifera L.	2	—	—	2
Galium mollugo L.	2	1	—	2
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	—	84	—	20
Phleum pratense L.	2	9	—	2
Lathyrus pratensis L.	—	7	—	2
Cirsium palustre (L.) Scop.	—	6	—	2
Elytrigia repens (L.) Nevski	—	1	—	—
Achillea millefolium L.	—	1	—	—
Carex acuta L.	—	—	50	—
Equisetum palustre L.	2	—	12	2
Galium palustre L.	2	—	12	—
Geum rivale L.	—	3	—	61
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	—	—	—	10
Scutellaria galericulata L.	—	—	—	5
Stachys palustris L.	—	—	—	2
Viola palustris L.	—	—	—	2
Linaria vulgaris Mill.	—	—	—	2

иной пачке, а с их расположением в кусте относительно сторон света — 4-й квант расположен с южной, наиболее освещенной и прогреваемой стороны (рис. 3).

Если в изменении экологических факторов под кустом в различных пачках квантов можно отыскать общие черты, то в изменении обилия видов нельзя. Здесь преобразуются разные сообщества и результат, естественно, различный. В более влажной пачке преимущество получает *Carex acuta*, а в менее влажной — *Geum rivale* (табл. 3). При этом весь набор видов, как и в исходных сообществах, разный и в большей мере соответствует исходному сообществу, нежели соседнему подкроновому кванту.

В кусте 4 выделено 3 кванта. Один из них, 2-й, никакого отношения к влиянию куста не имеет (рис. 4, табл. 4). Его появление обусловливается наличием небольшого склона. Поэтому имеет смысл сравнивать лишь подкроновый квант и луговой. В 3-м кванте по сравнению с 1-м отмечено уменьшение освещенности (на 0.13 балла) и теплообеспеченности (на 0.61). Последнее связано, вероятно, с расположением кванта с северной стороны куста. Что касается конкретных видов, то отмечено появление в кусте в значительном обилии *Geum rivale*. Можно провести аналогию между этим квантом и 4-м квантом 3-го участка (табл. 3, 4). Они в довольно значительной степени сходны, если учесть сходное поведение в них по сравнению с фоном *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis stolonifera* и *Galium palustre*, а также принять во внимание появление *Filipendula ulmaria* в 4-м кванте 3-го участка. Скорее всего это участки одной и той же ассоциации, которая возникла под влиянием ив (разных видов) при совершенно различных

ТАБЛИЦА 4

Характеристика квантов растительного покрова на 4-м участке

Вид	Номер кванта		
	1	2	3
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	100	98	83
Vicia cracca L.	1	—	—
Lathyrus pratensis L.	1	1	—
Geum rivale L.	2	5	25
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	—	1	4
Agrostis stolonifera L.	—	1	1
Galium palustre L.	—	—	1
G. boreale L.	—	—	1
Carex acuta L.	—	—	1

исходных луговых ценозах. Безусловно, эта ассоциация не достигла своего полного развития ни в том, ни в другом случае и носит отпечаток исходных луговых сообществ, тем не менее это соображение представляется нам очень важным.

Подведем итоги рассмотрению горизонтального расчленения травянистого покрова под влиянием ив. Во-первых, совершенно очевидно, что влияние ивовых кустов приводит к формированию новых квантов растительности, которые в совокупности с кустом могут рассматриваться как самостоятельная форма организации растительности — коном (Ипатов, Кирикова, 1986). Состав растительности подкроновых квантов определяется как исходными условиями, так и особенностями влияния ивы. В ряде случаев при различных исходных условиях может наблюдаться определенное схождение, конвергенция квантов (4-й квант 3-го участка и 3-й квант 4-го участка). В других случаях в различных условиях направления изменений могут быть различными (3-й участок). Иногда ивовый куст оказывается на границе двух различных экологическими условиями зон (2-й участок), либо на границе луговых сообществ (3-й участок). В этих случаях изменения, вызываемые ивой, по разную сторону границы экологически сходны, а в конкретных проявлениях могут быть как сходны (2-й участок), так и различны (3-й участок). В некоторых случаях куст ивы может в однородных условиях приводить к формированию двух квантов, различных как по степени, так и по экологическому содержанию воздействия ивы (1-й участок).

Дополнительно отметим некоторые закономерности, которые проявляются при совместном рассмотрении всех участков. Так, в большинстве случаев площадь квантов, созданных ивами, значительно меньше площади подкронового пространства (рис. 1—4). В то же время при анализе количественных изменений растительности под теми же кустами (Ястребов, 1989) мы в большинстве случаев наблюдали их почти по всей площади куста. Это свидетельствует о том, что некоторые изменения травянистого покрова происходят сразу же при наступлении куста на луг (и все время представлены на его периферии); для достижения же качественных изменений, для формирования конома требуется некоторое время (судя по нашему материалу — 6—8 лет). Поэтому качественные изменения наблюдаются, как правило, лишь в центре кустов. Интересно сопоставить этот вывод с результатами А. А. Ниценко (1972). Изучая синузиальное сложение ивняков (под синузиями он понимал примерно то же, что мы — под квантами), он пришел к выводу о наличии в ивняках нескольких синузий — синузий центральных частей, синузий периферийных частей с боковым освещением и в ряде случаев бордюрных синузий. С нашей точки зрения, квантами являются лишь синузии центральных частей, остальные представляют собой

ТАБЛИЦА 5

Изменение экологических факторов под воздействием ив

Шкала	Номер участка					
	1	2	2	3	3	4
	Номер подкронового кванта					
	2	5	7	3	4	3
	Номер лугового кванта					
	1	1	4	1	2	1
Освещенность	x	x	x	−0.33	−0.19	−0.13
Теплообеспеченность	x	x	+0.16	−0.73	+0.33	−0.61
«Континентальность»	−1.24	+1.31	+0.60	+1.29	−0.33	x
Увлажнение	x	x	x	+0.54	+0.67	x
Кислотность	x	+1.10	+0.38	x	x	x
Обеспеченность азотом	+0.65	+0.61	+0.45	−0.95	−0.57	−0.10

Примечание. Приведены разницы оценок для подкронового и лугового квантов. x — разница недостоверна на 1%-ном уровне значимости.

зоны количественных изменений, где качественный скачок еще не достигнут, в некотором смысле это — переходные зоны между луговой растительностью и центральным квантом, и поэтому они в виде отдельных квантов не выделяются (рис. 1—4). Это подтверждается также и тем, что, как нами было показано ранее (Ястребов, 1989), зона края кроны не обладает экологической специфичностью по сравнению с подкроновым пространством и лугом. Тем не менее мы допускаем возможность существования серии радиальных квантов в случае большой длительности влияния куста.

Кроме того, нам представляется, что результаты анализа горизонтального расчленения травянистой растительности под влиянием ив могут расширить и дополнить анализ экологического содержания этого влияния, выполненный нами в предыдущей статье (Ястребов, 1989), если мы будем сравнивать не просто растительность под кустом с лугом, а проведем сравнение оценок различных факторов между квантами на лугу и соответствующими квантами в кусте. Результаты такого сравнения приведены в табл. 5. Эти данные в общих чертах совпадают с результатами, описанными ранее (Ястребов, 1989), однако по ряду факторов ситуация становится более ясной. Во-первых, становится совершенно очевидным, что затенение ивами травянистой растительности довольно часто отражается в составе последней, хотя разницы все же невелики. Во-вторых, можно констатировать, что в ряде случаев ивы раскисляют почву (2-й участок) и ни разу не отмечено случаев обратного влияния. В-третьих, можно вынести интересное суждение о влиянии ив на теплообеспеченность. Специальные исследования температурного режима, проведенные нами в ивняках, сходных с рассматриваемыми, показали, что ивняки стабилизируют температуру. Днем, когда воздух нагревается, они благодаря затенению способствуют меньшему нагреванию воздуха под кроной, а ночью создают своеобразный экран, препятствующий его охлаждению. Видимо, то же самое касается и температуры почвы. Очевидно, с северной стороны куста сильнее выражена первая сторона явления, а с южной — вторая. Поэтому для квантов, расположенных с южной стороны куста (7-й квант 2-го участка и 4-й квант 3-го участка), теплообеспеченность будет выше, чем на лугу, а для квантов, расположенных в северных его частях (3-й квант 3-го участка, 4-й участок), может оказаться ниже (табл. 5, рис. 2—4).

Таким образом, изучение горизонтального расчленения травянистого покрова под влиянием ив позволило нам вскрыть некоторые существенные стороны воздействия ив на растительный покров и углубить анализ экологической и флористической сторон этого воздействия. При этом наиболее важным нам представляется сам факт формирования ивами отдельных квантов травянистого покрова, что позволяет рассматривать ивы вместе с травянистой растительностью, ими измененной, в качестве самостоятельной формы существования растительного покрова — конома.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Василевич В. И.* Оценка межвидовых сопряженностей по зонам высокой встречаемости видов // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука, 1972. С. 16—23. — *Василевич В. И.* Выявление границ в растительном покрове // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 3. С. 94—103. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Статистический анализ квантованности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 255—261. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 5. С. 580—587. — *Ниценко А. А.* Типология мелколиственных лесов Европейской части СССР. Л. Изд-во ЛГУ, 1972. 138 с. — *Ниценко А. А.* Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1973. № 22. С. 17—243. — *Норин Б. Н.* Использование коэффициентов сходства для классификации микрогруппировок лесотундры // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 206—225. — *Пааль Я. Л.* О количественном анализе границ растительного покрова // Перспективы теории фитоценологии. Тез. симпоз. Лаэхту-Пухту, 16—20 мая 1988. Тарту: АН ЭССР, 1988. С. 51—57. — *Прейс Ю. И.*, *Самойлов Ю. И.* Опыт выявления границ между элементами мозаики в луговой растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 4. С. 55—67. — *Розенберг Г. С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 264 с. — *Ястребов А. Б.* Влияние ив на травянистый покров луга // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 476—486. — *Ellenberg H.* Zeigerwert der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scr. geobotanica. 1974. Bd 9. S. 1—97.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 14 XI 1988.

SUMMARY

It is shown that the colonization of territory by willows leads to the formation of new quanta of vegetative cover. The latter together with the willows can be considered as a special form of vegetative cover organization — conome. The size of the quanta is usually smaller than the dimensions of bush crowns. The investigation of this effect (the new quanta formation) allows to extend floristic and ecological analysis of the effect of willows on the herbaceous cover.

УДК 581.9 (470.32)

М. А. Бухало

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АБОРИГЕННОЙ ФЛОРЫ ОБЛАСТЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ В СВЯЗИ С ЕГО ФЛОРИСТИЧЕСКИМ РАЙОНИРОВАНИЕМ

M. A. BUHALO. SYSTEMATIC STRUCTURE OF ABORIGINAL FLORA IN THE REGION OF THE CENTRAL BLACK EARTH ZONE IN CONNECTION WITH ITS FLORISTIC SUBDIVISION INTO DISTRICTS

Рассмотрена систематическая структура флоры на уровне ведущих семейств и родов Центрального Черноземья в целом и отдельно по его административным областям. Получены ранговые коэффициенты степени сходства систематических структур по М. Кендэлу (1975). Предложена соподчиненная схема фитохориев в ранге флористических округов применительно к системе А. Л. Тахтаджяна (1978).

В настоящее время в геоботанике, систематике растений, флористике накопилось значительное количество работ, в которых применяются математические методы анализа (Шмидт, 1963, 1974, 1975, 1980, 1984; Зайцев, 1964, 1984; Василевич, 1969; Миняев, 1970; Ростова, Попова, 1971; Баранова и др., 1971; Козловская, Парфенов, 1971; Заки, Шмидт, 1972, 1973; Малышев, 1972, 1973, 1975, 1977, 1982; Ребристая, Шмидт, 1972; Воронов, Арустамова, 1975; Габбасов, Наумова, 1979; Юрцев, Сёмкин, 1980; Бухало, 1980; Седельников, 1982; Макарова, 1983; Шмидт, Малышев, 1983; Миркин, Наумова, 1983; Соколова, 1984, 1985, и др.). Возможность использования таких методов в системах, соподчиненная иерархия фитохориев в которых построена исключительно на эндемичных таксонах флоры, т. е. на качественной основе (Тахтаджян, 1978; Федоров, 1979), многими авторами не отрицается (Баранова и др., 1971; Малышев, 1972, 1973; Шмидт, 1980, и др.). Эти авторы предлагают проводить флористическое районирование на качественном и количественном принципах анализа флоры. Одновременное использование качественных и количественных показателей особенно необходимо в тех случаях, когда по тем или иным причинам в отдельных флористических комплексах характерные виды растений не имеют абсолютных пределов своего распространения.

Задавшись целью выяснить, какое место в иерархической системе фитохориев А. Л. Тахтаджяна будет занимать пока не изученное в этом отношении Центральное Черноземье (ЦЧ) с его возможными соподчиненными фитохориями, мы поставили перед собой 2 задачи. Во-первых, выявить и проанализировать систематическую структуру этого региона на уровне ведущих семейств и родов по его административным областям: Курской (К.), Липецкой (Л.), Тамбовской (Т.), Воронежской (В.), Белгородской (Б.), Орловской (О.), и систематическую структуру его флоры в целом. Это позволит уточнить представление о современном состоянии флоры этого региона. Во-вторых, путем сравнения систематических структур получить коэффициенты флористического сходства с целью выяснения возможности их использования при флористическом районировании данного региона.

Систематическая структура, как известно, является важным критерием при характеристике любой природной флоры. Состав ее ведущих семейств, родов, числовое соотношение и процент видов в этих таксонах, а также учет общего числа семейств, родов, видов и так называемых «пропорций» флор дают возможность характеризовать анализируемую флору с качественной и количественной сторон, судить о ее богатстве, разнообразии и сходстве с другими флорами. Кроме того, систематическая структура в силу своей некоторой исторической консервативности к воздействию факторов окружающей среды представляет собой довольно устойчивый биологический признак не только для характеристики региональной флоры, но и для целых флористических областей. Сравнение систематической структуры способствует выявлению исторических связей между флорами исследуемых территорий.

При выявлении систематической структуры ЦЧ в качестве основного источника фактических знаний о флоре мы взяли работу Н. С. Камышева (1978). Она является последней наиболее полной флористической сводкой для данной территории. По флоре Т. обл. мы использовали наши данные (Бухало, 1980). Номенклатура таксонов, упоминаемых в данной работе, приводится по С. К. Черепанову (1973, 1981). Для ранжирования ведущих семейств и родов в случае совпадения рангов использован биологический критерий (Ребристая, Шмидт, 1972). На уровне семейств предпочтение в ранге отдавалось тому семейству, которое включает наибольшее число родов в анализируемой флоре, а на уровне родов — тому роду, виды которого наиболее обильны в растительном покрове данной территории. Материал в первом и втором случаях брался из указанной работы Камышева. Региональные особенности флоры ЦЧ по признаку систематической структуры ведущих семейств даются в табл. 1.

Приведенный спектр семейств сходен со спектрами европейской части СССР и флоры СССР в целом. Так, по Л. И. Малышеву (1972), все 15 ведущих семейств этих территорий являются характерными для ЦЧ. Довольно сходны и процентные отношения, за исключением сем. *Asteraceae*. Что касается последовательности расположения семейств, то она различна. Только сем. *Asteraceae* занимает первое место как в европейской флоре и флоре СССР, так и во флорах административных областей и флоре ЦЧ. Набор ведущих семейств, особенно семейств первого десятка, подчеркивает принадлежность флоры исследованной нами территории к Бореальной флористической области. По А. И. Толмачеву (1970), для этой области также характерны примерно такая же последовательность расположения семейств (особенно первых 3—5) и примерно одинаковый процент числа видов первого десятка семейств в границах 55—57 %. Во всех флорах одинаковая последовательность расположения сохраняется только для *Asteraceae* и *Poaceae*. Однако характерная для Бореальной флористической области последовательность 3—5 первых семейств остается только в систематической структуре флоры ЦЧ в целом и для территорий его северных областей (О., Л., Т.). В этом случае первые 3 места принадлежат в порядке очередности семействам *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, вполне характеризующим данную флору в целом как бореальную. В южных областях (К., В., Б.) третье место принадлежит сем. *Brassicaceae*, включающему на этих территориях более ксерофильные виды по сравнению с Арктикой, где данное семейство также занимает высокое место. Заметное различие в распределении мест остальных семейств связано с влиянием местных физико-географических условий в каждой из административных областей в отдельности и с различными историческими факторами становления их флор. Процент видов первого десятка семейств по областям равен 57—60, т. е. более соответствует цифрам, свойственным среднеевропейской флоре. Довольно близки здесь проценты по графам «Второй десяток ведущих семейств» и «Все ведущие». Исключение составляет воронежская флора, что объясняется значительно большей ее площадью.

ТАБЛ

Систематическая структура флоры областей Центрального

Семейство	ЦЧ в целом (193.0)			Административ					
				К. (29.8)			Л. (24.1)		
	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг
Asteraceae	235	13.0	1	145	8.0	1	150	8.2	1
Poaceae	158	8.7	2	118	6.5	2	107	6.0	2
Cyperaceae	93	5.1	3	63	3.5	5	69	3.8	3
Brassicaceae	92	5.0	4	72	4.0	3	68	3.8	4
Rosaceae	92	5.0	5	56	3.1	7	68	3.8	5
Fabaceae	89	4.9	6	66	3.6	4	53	2.9	7
Caryophyllaceae	85	4.7	7	53	2.9	9	55	3.0	6
Scrophulariaceae	79	4.3	8	57	3.1	6	50	2.7	8
Lamiaceae	75	4.1	9	55	3.0	8	49	2.7	9
Apiaceae	66	3.6	10	39	2.1	10	37	2.0	10
Первый десяток ведущих семейств	1064	58.4		724	$\frac{39.8}{60.0}$		706	$\frac{38.9}{57.1}$	
Ranunculaceae	51	2.8	11	39	2.1	11	36	2.0	11
Polygonaceae	41	2.3	12	32	1.8	12	32	1.8	12
Boraginaceae	40	2.1	13	26	1.4	13	25	1.4	13
Chenopodiaceae	39	2.1	14	22	1.2	14	24	1.4	14
Liliaceae	38	2.0	15	21	1.2	15	21	1.2	15
Orchidaceae	30	1.6	16	21	1.2	16	17	0.9	16
Rubiaceae	27	1.5	17	18	1.0	17	17	0.9	17
Violaceae	20	1.1	18	16	0.9	19	17	0.9	18
Salicaceae	19	1.1	19	17	0.9	18	16	0.9	19
Ведущие семейства второго десятка	305	16.6		212	$\frac{11.7}{17.6}$		205	$\frac{11.4}{16.6}$	
Все ведущие семейства	1369	75.0		936	$\frac{51.5}{77.6}$		911	$\frac{50.3}{73.7}$	
Остальные семейства	451	25.0		271	$\frac{14.9}{22.4}$		326	$\frac{17.8}{26.3}$	
Всего видов	1820	100		1207	$\frac{66.4}{100}$		1237	$\frac{68.1}{100}$	
Всего родов	587			466			479		
Всего семейств	111			101			101		

Примечание. В скобках приведены площади областей по БСЭ, т. 3 (1970), 5 (1971), теле и остальные проценты — от флоры ЦЧ в целом.

ЦЧ следует считать природно-историческим регионом. Об историческом единстве его флоры свидетельствует не только наличие в регионе многих редких, реликтовых, эндемичных видов и реликтовых ценогруппировок, но, главное, что здесь все количественные и качественные показатели являются довольно устойчивым региональным признаком. Это подтверждается однотипностью флористических спектров, близкими процентными отношениями (табл. 1), а также довольно сходными «пропорциями» флор. Так, во флоре К. обл. в одном семействе содержится родов 4.6 и видов 12.0. Во флорах остальных областей это соотношение равно: Л. — 1 : 4.7 : 12.3; О. — 1 : 4.6 : 12.0; Т. — 1 : 4.7 : 12.4; В. — 1 : 4.7 : 14.8; Б. — 1 : 4.6 : 12.6. Для региона характерны высокие и довольно сходные значения коэффициентов ранговой корреляции между систематическими структурами флор областей на уровне семейств, о чем будет сказано ниже. Такая особенность флоры природно-исторического региона дает основание считать его флору наиболее древним флористическим яд-

ИЦА 1

Черноземья (площади в тыс. км²) на уровне ведущих семейств

ные области ЦЧ											
Т. (34.9)			В. (52.4)			Б. (27,1)			О. (24.7)		
число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг
174	9.6	1	213	11.9	1	161	8.8	1	146	8.0	1
120	6.6	2	140	7.7	2	119	6.5	2	100	5.5	2
68	3.8	3	67	3.6	7	71	3.9	4	72	4.0	3
64	3.6	5	89	4.9	3	81	4.4	3	59	3.2	5
65	3.6	4	79	4.3	5	59	3.3	7	63	3.5	4
60	3.3	6	79	4.3	4	66	3.6	5	50	2.7	9
59	3.3	7	76	4.1	6	56	3.1	8	59	3.2	6
50	2.7	9	64	3.6	8	50	2.8	10	52	2.9	8
51	2.8	8	63	3.5	9	60	3.3	6	54	3.0	7
41	2.3	10	58	3.2	10	50	2.8	9	35	2.0	10
752	41.6/59.9		928	51.1/57.4		773	42.5/58.2		690	38.0/59.2	
38	2.1	11	46	2.5	11	38	2.1	11	34	1.9	11
31	1.7	12	39	2.2	12	33	1.9	12	30	1.7	12
25	1.4	13	38	2.1	13	31	1.8	13	24	1.3	14
25	1.4	14	37	2.1	14	29	1.6	14	16	0.8	18
19	1.1	15	30	1.7	15	27	1.5	15	19	1.1	15
19	1.1	16	20	1.1	17	20	1.1	17	24	1.3	13
14	0.8	19	23	1.4	16	21	1.1	16	19	1.1	16
17	0.9	18	17	0.9	18	16	0.9	18	17	0.9	17
17	0.9	17	16	0.9	19	15	0.8	19	15	0.8	19
205	11.4/16.2		266	14.9/16.5		230	12.8/17.3		198	10.9/17.0	
957	53.0/76.1		1194	66.0/73.9		1003	55.3/75.5		888	48.9/76.2	
304	16.7/23.9		423	23.2/26.1		325	17.9/24.5		277	15.2/23.8	
1261	69.7/100		1617	89.2/100		1328	73.2/100		1165	64.1/100	
476			508			486			443		
102			109			105			97		

14 (1973), 18 (1974), 25 (1976). В знаменателе показаны проценты от флоры своей области, в числи-

ром всей средней полосы Российской Федерации, за счет которого формировались флоры других, в первую очередь соседних территорий в послеледниковье. В этом смысле особенно интересны флоры территорий западных областей региона, расположенных на Средне-Русской возвышенности, являющейся, как известно, одним из реликтовых убежищ Средней России (Лавренко, 1930, 1938; Тахтаджян, 1978; Федоров, 1979, и др.).

Некоторые региональные особенности систематической структуры флоры ЦЧ видим и на уровне родов (табл. 2). Сравнивая спектр родов этой таблицы с таковыми для европейской части СССР и флоры СССР в целом по Малышеву (1972), можно сказать, что они довольно различны по числу общих видов и их рангу. Так, из 16 ведущих родов европейской части СССР только 10 характерны для флоры ЦЧ, а из 15 ведущих родов флоры СССР только 9 являются общими. Однако процент видового состава этих родов довольно близок. В европейской части СССР первое место занимает род *Hieracium*, во флоре СССР

ТАБЛ

Систематическая структура флоры областей Центрального

Род	ЦЧ в целом			Административ					
				К.			Л.		
	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг
Carex	64	3.5	1	43	2.4	1	48	2.6	1
Hieracium	31	1.7	2	11	0.6	13	18	1.0	4
Veronica	26	1.4	3	22	1.2	2	20	1.1	3
Potentilla	24	1.3	4	17	0.9	4	20	1.1	2
Polygonum	22	1.2	5	18	1.0	3	15	0.8	6
Artemisia	22	1.2	6	13	0.7	11	13	0.7	10
Ranunculus	20	1.1	7	14	0.8	7	15	0.8	8
Vicia	20	1.1	8	16	0.9	5	17	0.9	5
Astragalus	20	1.1	9	9	0.5	15	8	0.5	17
Rumex	18	1.0	10	13	0.7	8	15	0.8	7
Dianthus	18	1.0	11	8	0.5	16	8	0.5	18
Salix	18	1.0	12	13	0.7	10	14	0.8	9
Alchemilla	18	1.0	13	3	0.2	18	9	0.5	15
Centaurea	17	0.9	14	7	0.4	17	8	0.5	16
Potamogeton	16	0.9	15	14	0.8	6	12	0.7	12
Silene	16	0.9	16	9	0.5	14	12	0.7	13
Galium	14	0.8	17	13	0.7	9	11	0.6	14
Campanula	14	0.8	18	12	0.7	12	12	0.7	11
Всего видов ведущих родов	398	21.9		255	$\frac{14.2}{20.9}$		275	$\frac{15.3}{22.8}$	
Всего родов	587			446			479		
Всего видов	1820			1207			1237		

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1.

в целом — род *Astragalus*, а во флорах административных территорий ЦЧ — род *Carex*, очень заметно «отрывающийся» по числу видов от остальных родов региона.

В каждой из областных флор первый десяток ведущих родов различен. В этом — отличие от систематической структуры тех же флор на уровне семейств, где в первом десятке мы видим одни и те же семейства (ср. табл. 1 и 2). Такое отличие согласуется с мнением о том, что систематическая структура на уровне родов в отличие от уровня семейств более подвержена влиянию местных природных факторов, в том числе и исторических (Малышев, 1972). Проявляется некоторое различие и в процентном отношении видов ведущих родов как между областями (от 14.2 до 17.3 %), так и между последними и регионом в целом (от 19.5 до 23.6 %). Следует сказать и о том, что во флорах Б. и К. обл. род *Alchemilla*, а во флоре О. обл. род *Astragalus* не относятся к числу ведущих.

При определении степени сходства систематических структур на уровне семейств и родов нами использован коэффициент ранговой корреляции Кендэла (1975), выгодно отличающийся от других показателей такого рода большей простотой расчетов в случае несвязанных рангов. Он может применяться при изучении как естественных конкретных и региональных флор, так и флор административных областей (Шмидт, 1980, 1984). Коэффициенты рассчитывались по варианту «А» (сравнение структур флор административных областей со структурой флоры ЦЧ в целом) и по варианту «В» (сравнение флор административных областей между собой). Результаты расчетов по формуле:

$$\tau = \frac{2P}{{}^{1}/_{2}n\,(n-1)} - 1,$$

ИЦА 2

Черноземья на уровне ведущих родов

ные области ЦЧ

Т.			В.			Б.			О.		
число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видов	%	ранг	число видоз	%	ранг
50	2.8	1	46	2.5	1	48	2.6	1	51	2.8	1
22	1.2	2	19	1.0	6	11	0.6	16	21	1.1	2
21	1.1	3	22	1.2	3	17	0.9	3	17	0.9	5
17	0.9	6	23	1.3	2	18	1.0	2	18	0.9	4
17	0.9	5	21	1.1	4	16	0.9	6	14	0.8	8
14	0.8	10	20	1.1	5	17	0.9	4	12	0.7	13
15	0.8	7	17	0.9	7	14	0.8	8	19	1.0	3
17	0.9	4	17	0.9	8	16	0.9	7	17	0.9	6
12	0.7	13	13	0.7	14	11	0.6	14	5	0.3	18
13	0.7	12	16	0.9	9	16	0.9	5	15	0.8	7
8	0.5	18	15	0.8	12	9	0.5	7	8	0.5	17
14	0.8	8	12	0.7	16	11	0.6	15	13	0.7	10
14	0.8	9	7	0.4	18	1	0.1	18	9	0.5	15
12	0.7	14	15	0.8	10	12	0.7	11	8	0.5	17
13	0.7	11	15	0.8	11	13	0.7	10	12	0.7	12
11	0.6	16	13	0.7	15	11	0.6	13	9	0.6	14
9	0.5	17	12	0.7	17	11	0.6	12	14	0.8	9
11	0.6	15	14	0.8	13	13	0.7	9	12	0.7	11
290	$\frac{16.0}{23.0}$		317	$\frac{17.3}{19.5}$		265	$\frac{14.6}{20.6}$		274	$\frac{15.2}{23.6}$	
476			508			486			443		
1261			1617			1328			1165		

где τ — коэффициент ранговой корреляции Кендэла, P — общая сумма положительных значений (+1) пар рангов, n — число ведущих семейств, родов флоры, сведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты ранговой корреляции структур ведущих семейств и родов ЦЧ и его областей

Административные единицы	На уровне семейств							Среднее значение
	ЦЧ	К.	Л.	Т.	В.	Б.	О.	
На уровне родов								
ЦЧ	—	0.87	0.94	0.89	0.88	0.87	0.84	0.88
К.	0.41	—	0.86	0.87	0.87	0.87	0.87	0.87
Л.	0.53	0.64	—	0.94	0.94	0.94	0.94	0.93
Т.	0.67	0.50	0.70	—	0.89	0.89	0.89	0.89
В.	0.70	0.50	0.60	0.53	—	0.88	0.88	0.88
Б.	0.37	0.65	0.58	0.36	0.63	—	0.87	0.89
О.	0.45	0.60	0.80	0.57	0.50	0.45	—	0.88
Среднее значение	0.52	0.55	0.64	0.56	0.58	0.50	0.56	

Выявленная высокая корреляция между систематической структурой ведущих семейств флор административных областей в целом подтверждает единство и древнюю слаженность флористического состава всего региона. При этом заметно отсутствие резких отличий между флорами западной и восточной частями региона, хотя орографически они довольно различны. Территория возвышенной западной части (расположенная на Средне-Русской возвышенности) в отличие от низкой восточной (расположенной на Тамбовской равнине) не испытала непосредственного влияния ледника, поэтому флора ее считается автохтонной (Лавренко, 1930, и др.).Отсутствие флористических отличий объясняется миграционными процессами, что дает возможность предположить наличие в прошлом между западной и восточной частями региона сходных климатических факторов, которые благоприятствовали миграции автохтонной флоры с запада на восток. Поэтому по современным понятиям (Федоров, 1979) флору региона следует считать автохтонно-миграционной, а регион — единым флористическим выделом в иерархической системе фитохориев Тахтаджяна (1978).

Сравнение коэффициентов (табл. 3) выявляет некоторые особые черты липецкой флоры. Систематическая структура этой флоры, как показывает среднее значение коэффициента ранговой корреляции, наиболее сходна с другими флорами. Возможно, это характеризует липецкую флору как «омолаживающуюся», т. е. приобретающую на данном этапе черты более молодой послеледниковой, соседней с ней флоры. Так, С. В. Голицин и А. Я. Григорьевская (1971 : 85) пишут относительно Галичьей горы, которая находится в Л. обл.: «Однако можно утверждать, что Галичья гора хотя и медленно, но обогащается растениями лесов, лугов и водной флорой». Они отметили, что за 60 лет (1911—1971) флора Галичьей горы увеличилась на 20 %, получив 44 вида других территорий.

Коэффициенты ранговой корреляции, отражающие степень сходства систематической структуры ведущих родов (табл. 3), значительно ниже и неустойчивее таковых на уровне семейств, на что обращали внимание и другие авторы (Малышев, 1972; Заки, Шмидт, 1973; Шмидт, 1980), и варьируют от 0.80 до 0.36. Флора Б. обл. обнаруживает самую слабую степень сходства родовой структуры с северными флорами Т. (0.36) и О. обл. (0.45), а также с флорой региона в целом (0.37). Более высокая степень сходства родовой структуры флоры Б. обл. обнаружена с флорами южных К. (0.65) и В. (0.63) обл. Самая высокая степень сходства систематической структуры ведущих родов выявилась между флорами северных областей региона: между Л. и Т. (0.70), Л. и О. (0.80).

Такая разница в степени сходства систематической структуры на уровне ведущих родов между флорами региона говорит о том, что ЦЧ как единый флористический выдел, выявленный на основании данных систематической структуры на уровне семейств (табл. 1 и 3), по результатам анализа родового уровня сходства систематической структуры расчленяется на фитохории меньших рангов. В частности, это особо подтверждается низкой степенью сходства систематической структуры флоры Б. обл. с флорами северных О., Л., Т. обл.

Самая низкая степень сходства структуры флоры Б. обл. с флорой региона в целом указывает на ее обособленность и самобытность здесь, а возможно, и на территории средней полосы европейской части СССР. Это можно объяснить существованием флоры Б. обл. на уникальной по своим физико-географическим и геологическим условиям территории (наиболее мягкий климат, самая высокая влажность почвы, наибольшее разнообразие почвенного покрова, значительные площади вышедших на поверхность древних меловых отложений). Под сильным влиянием указанных факторов эта флора находилась и находится в настоящем. Эти условия, как видно, способствуют сохранению более «древних» черт ее среди сравниваемых флор. Об этом свидетельствуют многочисленность весьма редких и ряд эндемичных видов региона в составе ее флоры и наличие на мелах реликтовых ценогруппировок типа «сниженных Альп».

Остальные флоры, как показывают усредненные показатели степени сходства систематической структуры родового уровня, не только отражают общие черты флоры региона в целом (0.52), но и имеют свои отличия, обусловленные более поздней историей их формирования. Самый высокий показатель сходства родовой структуры у флоры Л. обл. согласуется, как видно, с ее «омолаживанием», выявленным также на уровне семейств (табл. 3).

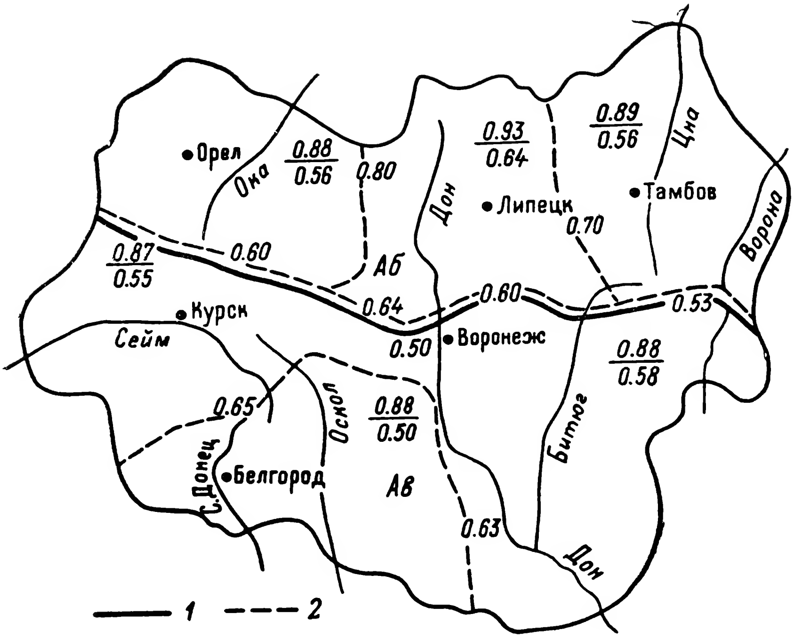
Многими авторами (Ростова, Попова, 1971; Малышев, 1972, 1973, 1982; Заки, Шмидт, 1972, 1973; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1974, 1975, 1980, 1984; Воронов, Арустамова, 1975, и др.) предлагается использовать коэффициенты ранговой корреляции Кендэла в качестве объективных показателей при анализе любой флоры. В частности, доказано, что сравнение систематических структур указанным методом представляет собой весьма перспективный прием в сравнительной флористике при флористическом районировании и уточнении границ фитохориев (Малышев, 1972, 1973, 1982, и др.). Так, О. В. Ребристая и В. М. Шмидт (1972) полагают, что данные показатели в зависимости от уровня корреляции отражают как общие (зональные), так и частные (провинциальные) особенности флоры. Л. И. Малышев (1973) предлагает показатели Кендэла на уровне семейств использовать для выделения флористических областей как отражающие более общие (физиономические) особенности данной флоры, обусловленные зональным положением и историей развития континентов с отдаленных времен. Эти же показатели на родовом уровне он предлагает использовать при выделении флористических провинций как отражающие внутреннюю структуру флоры, ее флорогенетические связи, сформированные под влиянием исторических причин. Выделение же фитохориев низших рангов Малышев связывает с необходимостью использования повидового сходства и различия. Нам представляется возможным использовать показатель степени систематической структуры Кендэла в ранге округов и для флористического районирования административных областей. Наряду с повидовым сходством и различием нами используется этот показатель на уровне семейств для выделения флористической подпровинции, а на родовом уровне — для выделения флористических округов.

Применив качественно-количественный метод при анализе флоры для всех соподчиненных фитохориев в регионе, мы предлагаем ЦЧ выделить в качестве одной из подпровинций Восточноевропейской провинции как Черноземно-Центральную (ЧЦ). В этой подпровинции из 1820 произрастающих видов 899 являются общими для всех сравниваемых ее флор. Здесь 400 видов флоры СССР являются редкими для данной территории. Подпровинция включает различные геоэлементы (паннонский, сарматский, понтийский), ареалы видов которых обычно имеют здесь свою границу или же проникают незначительно севернее ее (*Adonis vernalis* L., *Artemisia armenica* Lam., *A. dracunculus* L., *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng., *Campanula altaica* Ledeb., *Carex reventa* V. Crecz., *C. supina* Wahlenb., *C. humilis* Leys., *Echium maculatum* L., *Gypsophila litwinowii* K.-Pol., *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur., *Jurinea polyclonos* (L.) DC., *Muscari neglectum* Guss., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Potentilla arenaria* Borkh. и др.). Посредством некоторых видов из семейств *Ericaceae*, *Lycopodiaceae*, *Pyrolaceae*, *Orchidaceae*, *Vacciniaceae*, *Poaceae*, *Polypodiaceae*, *Cyperaceae*, имеющих в подпровинции в большинстве своем южную границу своего ареала, она имеет связь с таежными лесами Евразии и горными системами Евразиатского континента. Примером этому являются *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Cypripedium guttatum* Sw., *C. calceolus* L., *Empetrum nigrum* L., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank. et Mart., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Poa attenuata* Trin. и др. Среди многих типично эндемичных видов, отмеченных Федоровым (1979) для европейской части СССР, 12 встречаются в предлагаемой подпровинции. Имеются здесь и местные (региональные) эндемики. К последним относятся *Betula golitsinii* V. Vassil., *Chamaecytisus litwinowii* (V. Crecz.) Kláskowa, *Daphne sophia* Kalen., *Pyrus rossica* A. Danil., *Rosa kujmanica* Golits. (Камышев, 1978, и др.). Здесь много реликтов разных геологических эпох

(Голицин, Григорьевская, 1971) и ряд реликтовых фитоценозов, например «меловые иссопники» южного происхождения (Федоров, 1979), «меловые боры», низкоосочники, полынники на солонцах и мелах, осиновые кусты (Камышев, 1964). Для всех сравниваемых флор данной территории отмечены однотипность ведущих семейств (табл. 1), высокое и устойчивое сходство систематической структуры на уровне семейств (табл. 3), близость «пропорций» флор. Все это говорит о весьма сложном наборе флористических и фитоценотических комплексов и о его единстве в предполагаемой подпровинции, представляющей собой довольно самобытный флористический регион с давней историей формирования его флоры. Это и дает нам основание считать ЦЧ одной из подпровинций Восточноевропейской провинции как подпровинции молодого эндемизма, где сосредоточено много реликтов средней полосы европейской части СССР.

Между северной и южной частями подпровинции заметны флористические отличия (табл. 1, 2, 3). В связи с этим в ЧЦ подпровинции можно выделить два флористических округа: Северный Черноземно-Центральный (СЧЦ) — Т., Л., О. обл. и Южный Черноземно-Центральный (ЮЧЦ) — К., Б., В. обл. В СЧЦ флористическом округе флора в своей основе гумидного характера с несколько большим присутствием в ней видов сем. *Cyperaceae* (табл. 1) и меньшим числом видов рода *Artemisia* по сравнению с ЮЧЦ округом (табл. 2). Характерными видами этого округа являются бореальные лесолуговые — представители таежного и таежно-арктического элементов, как правило, имеющие здесь южную границу своего распространения (*Andromeda polifolia* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Betula humilis* Schrank, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Corallorhiza trifida* Chatel, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Ledum palustre* L., *Moneses uniflora* (L.) Gray, *Orchis ustulata* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Oxycoccus microcarpus* Turz. ex Rupr., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L. и др.). Имеются в округе западноевропейские луговые виды с восточной границей их ареала на данной территории (*Cynosurus cristatus* L., *Holcus lanatus* L. и др.). Среди 29 специфических видов региональных эндемиков — 2 (*Betula golitsinii*, *Rosa kujmanica*), остальные виды — реликты, растущие главным образом на флористически знаменитой Галичьей горе (Голицын, Григорьевская, 1971). Поэтому СЧЦ флористический округ можно считать округом сосредоточения реликтов в ЧЦ подпровинции. Для этого округа характерна более высокая степень сходства систематической структуры флор на родовом уровне (табл. 3).

В ЮЧЦ флористическом округе заметно присутствие большого числа видов в семействах *Brassicaceae*, *Fabaceae* (табл. 1) и видов в роде *Artemisia* (табл. 2). Флора этого округа остепненного и степного характера с преобладанием в ней неморальных лесостепных и аридных степных видов понтического и сарматского геоэлементов, приспособленных обычно к меловым, известняковым, мергелистым обнажениям и к известковатым почвам (*Adonis wolgensis* Stev., *Alyssum hirsutum* Bieb., *Artemisia nutans* Willd., *A. lerchiana* Web. ex Stechm., *A. salsoloides* Willd., *Astragalus ucrainicus* M. Pop. et Klok., *Bromus anatolicus* Boiss. et Heldr., *Bupleurum multinerve* DC., *Campanula farinosa* Andrz., *Cephalaria litwinowii* Borb., *C. uralensis* (Mur.) Roem. et Schult., *Ceratoides papposa* Botsch. et Iconn., *Crambe litwinowii* K. Gross., *Crocus reticulatus* Stev. ex Adam, *Galatella dracunculoides* (Lam.) Nees, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Koeleria talievii* Lavr., *Linum ucrainicum* Czern., *Matthiola fragrans* Bunge, *Paeonia tenuifolia* L., *Polygala cretacea* Kotov, *Pulsatilla nigricans* Störck, *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Trinia kitaibelii* Bieb. и многие др.). Специфических видов 23, из которых 3 местных эндемика (*Chamaecytisus litwinowii*, *Daphne sophia*, *Pyrus rossica*), остальные — реликты и весьма редкие виды подпровинции, встречающиеся чаще в Б. и В. обл. По сравнению с СЧЦ округом у этого округа показатели сходства родовой структуры областных флор ниже (табл. 3).



Карта-схема флористического районирования Центрального Черноземья.

Аб — Северный Черноземно-Центральный флористический округ (О., Л., Т. области) Черноземно-Центральной подпровинции Восточноевропейской провинции; *Ав* — Южный Черноземно-Центральный флористический округ (К., Б., В. области) Черноземно-Центральной подпровинции Восточноевропейской провинции. *1* — граница между флористическими округами; *2* — граница между административными областями. В числителе даны средние значения показателя степени сходства систематической структуры на уровне ведущих семейств, в знаменателе — на уровне ведущих родов. Числа на границе между смежными административными областями показывают степень сходства их систематической структуры на уровне ведущих родов.

Некоторые флористические отличия имеет каждая из административных областей Центрального Черноземья. Поэтому нелишне, как нам кажется, дать их основную флористическую и статистическую характеристики (см. карту-схему с показателями ранговой корреляции, показывающими степень сходства систематической структуры областей), данные которых могут быть полезными при исследовании территорий, смежных с этим регионом, и, возможно, при расчленении его флористических округов на фитохории меньших рангов.

Орловская обл. в флористическом отношении довольно сходна с флорой Т. обл. Между ними 98 редких общих видов подпровинции, 17 из которых имеют на их территориях свою южную границу в регионе (*Alnus incana* (L.) Moench, *Alopecurus myosuroides* Huds., *Betula humilis*, *Cardamine trifida* (Poir.) B. M. G. Jones, *Huperzia selago*, *Festuca ovina* L., *Galeobdolon luteum* Huds. и др.). Одинаково у них и среднее значение показателя степени сходства систематической структуры на уровне родов ($\tau = 0.56$). На территории данной области имеется один эндемик подпровинции (*Rosa kujmanica*), встречающийся также и в Л. обл.

Липецкая обл., как уже говорилось, обладает наибольшим сходством систематической структуры своей флоры с таковой других областей. На ее территории, расположенной на реликтовых меловых всхолмлениях, имеются 78 весьма редких видов региона, в числе которых 2 региональных эндемика (*Rosa kujmanica*, *Betula golitsinii*), 27 реликтов Галичьей горы (Голицын, Григорьевская, 1971), именуемой А. Я. Григорьевской и М. В. Казаковой (1984) как Северо-Донской реликтовый район. Голицын и Григорьевская (1971) на Галичьей горе этой области отмечают среди ее реликтов 10 мигрирующих неогеновых, 13 реликтов — мигрантов максимального Днепровского ледника и 4 — конца голоцена. Флору Л. обл. в целом можно назвать Северо-Донской реликтовой. Остальные виды — редкие для данной территории, 13 из них свойственны только ее территории в регионе (*Asplenium ruta-muraria* L., *A. trichomanes* L., *Empetrum nigrum*, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell., *Gymnocarpium robertianum*, *Baeothryon alpinum*, *Trifolium borysthenicum* Grun., *Trigonella ortoceras* Kar. et Kir. и др.), имеющие здесь границу своего основного ареала. Эта область имеет самый высокий средний показатель степени сходства систематической структуры на уровне семейств и родов с флорами подпровинции (табл. 3).

Тамбовская обл., как отмечено выше, в флористическом отношении близка к флоре О. обл. Однако во флоре Т. обл. нет реликтовых и эндемичных видов. Эта область по коэффициенту флористической общности Жаккара довольно близка к флоре смежной с ней Рязанской обл. (Бухало, 1980). Для Т. обл. характерен умеренный средний показатель степени сходства систематической структуры на уровне родов с флорами подпровинции.

Курская обл. имеет на своей территории 93 редких вида региона, среди которых только 6 специфичны для ее флоры, основной ареал которых имеет здесь свою границу (*Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Misopates orontium* (L.) Rafin. и др.). Местные региональные эндемики отсутствуют, характеризуется она умеренной степенью сходства систематической структуры с флорами подпровинции.

Белгородская обл. имеет наиболее «древнюю» флору среди всех флор подпровинции. На ее территории произрастает 175 редких видов региона, главным образом понтического и среднеевропейского происхождения. Во флоре 2 областных эндемичных вида (*Daphne sophia*, *Chamaecytisus litwinowii*), один общерегиональный эндемик (*Pyrus rossica*) и 17 весьма редких видов региона (*Agropyron tanaiticum* Nevski, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng., *Elytrigia cretaceae* (Klok. et Prokud.) Klok., *Lathyrus venetus* (Mill.) Wohlf., *Mariscus hamulosus* (Bieb.) Hooper, *Scilla bifolia* L. и др.) с северо-восточной границей их ареала в этой области.

Для области характерна заметная обособленность ее флоры среди других флор подпровинции, подтверждающаяся самой низкой степенью сходства систематической структуры ведущих родов с флорами других областей и региона в целом.

Воронежская обл. наиболее интересна по богатству и разнообразию ее флоры. Среди 266 редких видов подпровинции 129 характерны только для этой области, имеющие здесь северо-западную границу основного ареала. Это виды главным образом понтическо-сарматского и сарматского, частично восточносредиземноморского происхождения (*Asperula graveolens* Bieb. ex Schult. et Schult. fil., *A. danilewskiana* Basin., *Artemisia laciniata* Willd., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *A. fragile* (Roth) P. Candargy, *Astragalus asper* Jacq., *A. pallescens* Bieb., *Betula litwinowii* Doluch., *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, *Ferula capsica* Bieb., *Halimione pedunculata* (L.) Aell., *Hedysarum cretaceum* Fisch., *Limonium bungei* (Claus) Gamajun, *L. platyphylum* Lincz., *L. sareptanum* (A. Beck.) Gams, *Malabaila graveolens* (Spreng.) Hoffm., *Ornithogalum fischeranum* Krasch., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Pulsatilla pratensis* (L.), *Rosa caesia* Swith., *Suaeda confusa* Iljin и др.). *Pyrus rossica* в области является эндемиком. Характерен для ее флоры самый высокий показатель степени сходства систематической структуры на уровне родов с флорой подпровинции в целом и умеренный — с флорами областей.

Подводя итоги вышеизложенному подчеркиваем, что анализ полученных данных позволил, во-первых, выявить большое сходство систематической структуры ведущих семейств во флорах административных областей региона, обнаружить черты «омолаживания» липецкой и «древности» белгородской флор его; во-вторых, на основе качественно-количественного анализа областных флор предложить для обсуждения схему соподчиненных фитохориев в регионе применительно к системе Тахтаджяна (1978). Центральное Черноземье представляем как Черноземно-Центральную подпровинцию Восточноевропейской провинции. Подпровинцию расчленяем на два флористических округа: Северный Черноземно-Центральный и Южный Черноземно-Центральный.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова Е. В., *Миняев Н. А.*, *Шмидт В. М.* Флористическое районирование Псковской области на фитостатической основе // Вестн. ЛГУ. Биология. 1971. Вып. 2, № 9. С. 30—40. — *Бернстейн А.* Справочник статистических решений. М.: Статистика, 1968. 162 с. — *Большая* советская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1970, 1971, 1973, 1974, 1976. Т. 3, 5, 14, 18, 25. — *Бухало М. А.* О дикорастущей флоре Тамбовской равнины // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 121—129. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Воронов А. Г.*, *Арустамова Д. М.* О некоторых коэффициентах сходства и различия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 5. С. 119—122. — *Габбасов К. К.*, *Наумова Л. Г.* Опыт количественного анализа флористической композиции степей и суходольных лугов Башкирского Предуралья и Урала на уровне семейств // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1486—1489. — *Голицин С. В.*, *Григорьевская А. Я.* Флора Галичьей горы // Растительный покров Галичьей горы и история его исследования. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1971. С. 9—89. — *Григорьевская А. Я.*, *Казакова М. В.* Состояние и перспективы исследования флоры Северо-Донского реликтового района. Состояние и перспективы исследования средней полосы европейской части СССР. Материалы совещ.: Тез. докл. (1983). М., 1984. С. 71—72. — *Зайцев Г. Н.* Опыт применения формулы Экмана в региональной ботанической географии // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Сб. 3. С. 100—104. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — *Заки М. А.*, *Шмидт В. М.* О систематической структуре стран южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структур 5 региональных и 11 локальных флор // Вестн. ЛГУ. Биология. 1972. Вып. 2, № 9. С. 57—69. — *Заки М. А.*, *Шмидт В. М.* О систематической структуре флор южного Средиземноморья. II. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор // Вестн. ЛГУ. Биология. 1973. Вып. 2, № 9. С. 47—57. — *Камышев Н. С.* Опыт нового ботанико-географического районирования Центрально-Черноземных областей // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 8. С. 1133—1146. — *Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 116 с. — *Кендэл М.* Ранговые корреляции. М.: Статистика, 1975. 214 с. — *Козловская Н. В.*, *Парфенов А. И.* Географические связи и видовая общность флоры Белоруссии // Ботаника. Минск: Наука и техника, 1971. Вып. 13. С. 21—27. — *Лавренко Е. М.* Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. рус. бот. о-ва, 1930. Т. 15, № 4. С. 351—363. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 235—296. — *Макарова С. И.* Сравнение моделей описания зависимости числа видов во флоре от размеров площади // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 376—381. — *Малышев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 17—40. — *Малышев Л. И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581—1587. — *Малышев Л. И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537—1549. — *Малышев Л. И.* Электронная обработка данных в гербарном деле и флористике // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 5. С. 713—729. — *Малышев Л. И.* Сравнение некоторых конкретных флор Ленинградской и Новгородской областей // Вестн. ЛГУ. Биология. 1982. Вып. 2, № 8. С. 118—123. — *Миняев Н. А.* Общая характеристика флоры и флористическое районирование Псковской области // Конспект флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. Вып. 2. С. 5—16. — *Миркин Б. И.*, *Наумова Л. Г.* Градиентный анализ растительности // Успехи соврем. биологии. 1983. Т. 45, № 2. С. 304—318. — *Ребристая О. В.*, *Шмидт В. М.* Сравнение систематических структур флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 11. С. 1358—1363. — *Ростова Н. С.*, *Попова Н. Н.* Применение непараметрических методов анализа в ботанических исследованиях // Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971. Сб. 2. С. 258—265. — *Седельников В. П.* К применению мер включения в сравнительной флористике // Нетрадиционные методы в исследовании растительности Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 32—35. — *Соколова М. В.* Количественное сравнение восьми конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре (Арктическая средняя Сибирь) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 840—849. — *Соколова М. В.* Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из Тундровой зоны (Арктическая средняя Сибирь) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 9. С. 1224—1232. — *Тах-*

таджян А. Л. Флористические области Земли // Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Толмачев А. И.* О количественной характеристике флор и флористических областей // Тр. Сев. базы АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 8. С. 3—36. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флоре Земного шара // Вестн. ЛГУ. Биология. 1970. Вып. 15, № 3. С. 62—74. — *Федоров Ан. А.* Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 10—27. — *Флора* европейской части СССР. М.: Наука, 1974—1981. Т. 1—5. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к флоре СССР (Т. 1—30). Л.: Наука, 1973. 667 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шмидт В. М.* Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки (*Odontites* Zinn., сем. *Scrophulariaceae*) // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. Сб. 2. С. 81—89. — *Шмидт В. М.* Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 7. С. 929—939. — *Шмидт В. М.* Сравнение систематических структур Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских и Алеутских островов // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 9. С. 1225—1235. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Шмидт В. М.*, *Малышев Л. Л.* Информационные индексы сложности систематической структуры флор // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 100—107. — *Юрцев Б. А.*, *Сёмкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706—1718.

Тамбовский педагогический институт.

Получено 5 VI 1986.

SUMMARY

Systematic structure of leading 19 families and 18 genera from the Central Black Earth Zone and especially from its 6 administrative regions (Oryol, Lipetsk, Tambov, Kursk, Belgorod and Voronezh) has been revealed and analysed in order to carry out the floristic division of the Zone. General data on the degree of likeness of these taxa according to Kandall (1975) have been obtained and the areas of typical and specific species of each flora have been studied. The scheme of co-ordinative phytochories of the Zone in the rank of floristic areas has been suggested on the basis of quantitative-qualitative method. This scheme is suggested with reference to the hierarchic system of A. L. Takhtajan (1978).

УДК 581.48 : 631.547.1

М. Г. Николаева

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ИЗ ПОДКЛАССОВ *DILLENIIDAE, ROSIDAE, LAMIIDAE* И *ASTERIDAE*

M. G. NIKOLAEVA. THE CHARACTERS OF SEED GERMINATION OF PLANTS IN THE SUBCLASSES *DILLENIIDAE, ROSIDAE, LAMIIDAE* AND *ASTERIDAE*

Рассмотрены типы покоя семян представителей четырех подклассов двудольных растений по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). В подклассах *Dilleniidae*, *Rosidae* и *Lamiidae* наблюдается широкий спектр типов покоя семян, хотя преобладают виды, для которых характерны семена с крупным зародышем и физиологическим покоем. В первых двух подклассах довольно четко выявляются филы, у представителей которых зародыш недоразвит и семена находятся в морфофизиологическом покое. В подклассе *Lamiidae* встречаются семейства как с крупным, так и с недоразвитым зародышем. Наиболее подвинутый подкласс *Asteridae* характеризуется единообразием условий прорастания семян: у большинства видов покоя нет или он неглубокий физиологический.

Показано, что физиологический механизм торможения прорастания и недоразвитие зародыша встречаются почти во всех подклассах двудольных, но выражены сильнее у более примитивных таксонов.

Ранее (Николаева, 1988) были рассмотрены особенности прорастания семян сравнительно небольших подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae*. Было показано, что эти подклассы объединяют группы растений, довольно однородных в отношении биологических особенностей прорастания семян. Отмечены лишь некоторые исключения в отдельных таксонах.

Задача становится значительно более трудной при анализе особенностей прорастания семян в остальных 4 подклассах двудольных. Основная трудность состоит в несравненно бо́льших объемах этих таксонов. Они объединяют группы растений, нередко сильно различающиеся по ряду признаков и находящиеся на разных направлениях и уровнях своего эволюционного развития (Тахтаджян, 1987). Рассмотрение особенностей прорастания семян мы пытались провести, как и в предыдущей работе, на уровне порядков и семейств, а при возможности — в пределах семейства. При анализе учитывался тип плода (по классификации З. Т. Артюшенко и Ал. А. Федорова, 1986), так как околоплодник может оказывать сильное влияние на их способность к прорастанию, если семена после диссеминации остаются в плоде. Принималось во внимание и строение семян, которое во многом определяет характер их покоя. Эти данные, а также сведения о физиологических свойствах семян позволяют судить о типе покоя (Николаева и др., 1985).

В предыдущей статье (Николаева, 1988) подробно рассмотрены классификация типов органического покоя и принятые нами их буквенные обозначения. Здесь мы ограничимся их кратким напоминанием. Экзогенные типы покоя объясняются тормозящим действием покровов — околоплодника или семенной кожуры. Причиной задержки прорастания может быть водонепроницаемость семенной кожуры, т. е. физический покой ($А_ф$). Иное тормозящее действие покровов, природа которого пока мало изучена, обозначается как А_1, если оно слабое, и как А_2, если сильное.

Эндогенные типы покоя связаны со свойствами зародыша. Морфологический покой (Б) вызывается его недоразвитием. Длительность этого покоя определяется временем, необходимым для доразвития зародыша, происходящего обычно в тепле. Типы физиологического покоя связаны с физиологическим механизмом торможения прорастания (ФМТ). В основе ФМТ лежит особое состояние зародыша — его пониженная ростовая активность, которая в сочетании с пониженной газопроницаемостью тканей, окружающих зародыш, обусловливает физиологический покой семян (В), различный по глубине. Неглубокий покой (В_1) наблюдается у семян очень многих растений. Семена обычно выходят из него во время сухого хранения или под влиянием разных факторов. Несколько труднее вызвать прорастание семян, находящихся в промежуточном покое (В_2). Из глубокого покоя (В_3) семена выходят только под влиянием длительной холодной стратификации. Очень часто семена находятся в морфофизиологическом покое, когда недоразвитие зародыша сочетается с ФМТ. Такой покой может быть простым (Б—В), для его нарушения необходима стратификация сначала в тепле, а затем на холоде, или сложным (БВ—В), тогда холод необходим как для доразвития зародыша, так и для повышения его ростовой активности. Нередко имеет место сочетание причин, вызывающих экзогенный и эндогенный покой. Типы такого комбинированного покоя обозначаются соответствующими формулами, например: $\text{А}_\text{ф}$—В_1, А_1—В_2, А_2—В_3, $\text{А}_\text{ф}$—Б—В_3, А_1—БВ—В_3 и т. д.

При рассмотрении особенностей прорастания семян приходится иметь в виду не только малый охват исследованиями такого рода видового состава тех или иных таксонов, но и во многих случаях неоднородность и приблизительность данных. Это не позволяет составить убедительное представление об особенностях покоя семян для многих таксонов.

В подкласс Е. *Dilleniidae* входит 96 семейств и более 36 тыс. видов, объединенных в 31 порядок и 9 надпорядков. Наиболее примитивным является сем. *Dilleniaceae* (пор. 43. *Dilleniales*). От него берут начало две отчетливо различающиеся ветви. В основе одной находится пор. 44. *Actinidiales*, в основе второй — пор. 58. *Violales*. Мы располагаем сведениями о прорастании семян представителей из 10 семейств в 7 из 15 порядков первой ветви и из 22 семейств в 11 из 16 порядков всех 4 надпорядков второй ветви (табл. 1).

В отличие от первых четырех подклассов подкласс *Dilleniidae* не выявляет единства в типе плода и строении семени. Для монотипного надпорядка *Dillenianae* характерен маленький зародыш (Тахтаджян, 1987). От него берет начало надпорядок *Theanae*, объединяющий таксоны, различающиеся по биологическим свойствам семян. Порядок *Actinidiales* Тахтаджян (1987) рассматривает как промежуточный между порядками *Dilleniales* и *Theales*. Однако не исключено, что он является переходным к надпорядку *Ericanae*. Для семейств *Ancistrocladaceae* (пор. 49. *Ancistrocladales*) и *Sarraceniaceae* (пор. 52. *Sarraceniales*), по данным Тахтаджяна, и для многих семейств, входящих в надпорядок *Ericanae*, характерны массивный эндосперм и большее или меньшее недоразвитие зародыша. Это наблюдается в пор. 53. *Ericales* по крайней мере у 10 из 15 исследованных родов (*Arctostaphylos*, *Calluna*, *Erica*, *Kalmia*, *Rhododendron*, *Empetrum* и др.), в пор. 57. *Primulales* — у 9 родов из 11 исследованных (*Cyclamen*, *Dodecatheon*, *Primula* и т. д.) и в пор. 55. *Ebenales* (виды рода *Diospyros*). Семенам этих растений свойствен сравнительно неглубокий простой или сложный морфофизиологический покой. И только у семян отдельных видов из родов *Erica*, *Gaultheria*, *Vaccinium*, *Lysimachia*, *Primula* и у *Diapensia lapponica* морфофизиологический покой глубокий. Ряд видов из названных порядков образуют семена с крупным зародышем, хотя при этом сохраняется массивный эндосперм, например у *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, у видов рода *Oxycoccus* из сем. *Ericaceae* и у *Halesia carolina* из сем. *Styracaceae*. И только в семенах *Bumelia lanuginosa* (пор. 56. *Sapotales*) эндосперм редуцирован. Семена этих видов находятся в физиологическом покое. В ряде случаев имеет место комбинированный покой: у видов *Oxycoccus* — А_2—В_1, у *Bumelia* — $\text{А}_{\text{ф}}$—В_3. В семенах видов *Diospyros* кожура утолщена у микропиле, что также тормозит прорастание. У большинства представителей *Ericanae* плод — коробочка или ягода, околоплодник не влияет на прорастание. Но у некоторых родов из порядков 53. *Ericales* и 55. *Ebenales* (*Arctostaphylos*, *Empetrum*, *Halesia*) околоплодник сильно задерживает выход семян из морфофизиологического покоя.

Обработка семян ГК_3 способствует нарушению покоя семян у *Actinidia kolomicta*, а также у представителей 11 из 32 исследованных родов в надпорядке *Ericanae* (*Ledum*, *Erica*, *Rhododendron*, *Calluna*, *Kalmia*, *Vaccinium*, *Primula*); правда, у некоторых представителей того же надпорядка (виды родов *Arctostaphylos*, *Oxycoccus*, *Empetrum*, *Diospyros*), семена которых находятся в комбинированном покое, ГК_3 дает эффект только при условии предварительного удаления или повреждения покровов.

В надпорядок *Theanae* наряду с пор. 44. *Actinidiales* включен пор. 46. *Theales*, большинству представителей которого свойственны крупный зародыш и редуцированный эндосперм. У видов тропических родов *Thea* и *Camellia* семена не имеют покоя. У других видов (*Sakakia ochnacea* из того же сем. *Theaceae* и у 21 вида *Hypericum* из сем. *Clusiaceae*) семена находятся в физиологическом покое разной глубины. Создается впечатление, что пор. 46. *Theales* представляет собой боковое ответвление надпорядка *Theanae*. По данным Тахтаджяна (1987), крупный зародыш характерен для семян и в порядках 50. *Elatinales* и 51. *Lecythidales* (надпорядок *Lecythidanae*), происходящих от *Theales*.

Общим признаком большинства представителей всех четырех надпорядков второй ветви подкласса *Dilleniidae* являются семена с крупным зародышем, хотя при этом в семенах сохраняется массивный эндосперм. Эндосперм полностью или почти полностью редуцирован у представителей порядков 59. *Tamaricales*, 61. *Salicales*, 63. *Cucurbitales*, 64. *Begoniales* и сем. *Brassicaceae* в пор. 65. *Capparales*. Семена с маленьким зародышем наблюдаются только в семействах *Berberidopsidaceae* и *Peridiscaceae* наиболее примитивного пор. 58. *Violales* (Тахтаджян, 1987). Семенам большинства исследованных видов всех четырех надпорядков (за исключением упомянутых двух семейств) свойствен физиологический покой разной глубины. Действие ФМТ и (или) экзогенных факторов покоя зависит от структурных особенностей плода и самого семени, кроме того, во многом определяется эколого-географическими условиями произрастания растений.

Для большинства представителей надпорядка *Violanae* характерен неглубокий физиологический покой или вообще отсутствие покоя. Так, тропические виды сем. *Begoniaceae* образуют семена, легко прорастающие под влиянием освещения. Виды *Tamarix* и большинство видов сем. *Salicaceae* образуют семена в начале лета. Они не имеют покоя и при благоприятных условиях быстро прорастают, а непроросшие семена быстро теряют всхожесть. Только у *Salix pentandra* и некоторых других видов *Salix* семена созревают осенью и характеризуются неглубоким физиологическим покоем. Околоплодник, как правило, не влияет на прорастание семян у большинства семейств этого надпорядка. Несколько особняком в пор. 65. *Capparales* стоит большое семейство *Brassicaceae*. Для него характерна гетерокарпия: у многих видов стручки распадаются на вскрывающуюся часть и отдельные (большей частью односемянные) невскрывающиеся членики (Войтенко, 1969). У последних околоплодник сильно тормозит прорастание. Семена, выпавшие из плода, характеризуются неглубоким физиологическим покоем, из которого они выходят во время сухого хранения.

ТАБЛ

Характеристика плодов и семян в

Надпорядок, № порядка	Семейство	Число родов в семействах	Имеются данные для числа		Плод
			родов	видов	тип
Theanae					
44.	*Actinidiaceae*	3	1	1	Ягода
46.	*Theaceae*	24	3	3	Коробочка, ягода, костянка
	Clusiaceae	47	1	21	Коробочка
Ericanae					
53.	*Ericaceae*	140	15	53	Коробочка, ягода, костянка
	Empetraceae	3	1	2	Сочная костянка
54.	*Diapensiaceae*	6	1	1	Коробочка
55.	*Styracaceae*	11	1	1	»
	Ebenaceae	2	1	2	Ягода
56.	*Sapotaceae*	~60	1	1	»
57.	*Primulaceae*	~25	11	66	Коробочка
Violanae					
58.	*Passifloraceae*	16	1	1	Ягода
	Violaceae	29	1	6	Коробочка
	Caricaceae	4	1	1	Ягода
59.	*Tamaricaceae*	3	1	1	Коробочка
61.	*Salicaceae*	3	2	5	»
63.	*Cucurbitaceae*	90	6	8	Ягода, тыквина
64.	*Begoniaceae*	5	1	2	Коробочка
65.	*Brassicaceae*	~380	33	60	Стручок, стручочек
	Capparaceae	~45	1	1	Коробочка
	Resedaceae	6	1	2	»
Malvanae					
68.	*Bixaceae*	1	1	1	»
	Cistaceae	8	1	3	»
69.	*Tiliaceae*	46	3	11	Коробочка, пиренарий
	Malvaceae	~80	6	16	Схизокарпий
	Sterculiaceae	~65	3	6	Коробочка, орех
Urticanae					
70.	*Ulmaceae*	18	2	7	Семянка, орех
	Moraceae	53	2	6	Семянка
	Cecropiaceae	6	1	~	Сухой в сочных соплодиях
	Cannabaceae	2	1	1	Орех, семянка
	Urticaceae	45	2	2	» »
Euphorbianae					
72.	*Euphorbiaceae*	300	6	9	Регма
73.	*Thymelaeaceae*	50	2	4	Ягода

Примечание. Обозначения в табл. 1—3: плод В — вскрывающийся, НВ — невскры крупный, М — маленький; эндосперм + — массивный, ± — частично редуцированный, — — от

Наблюдения на 24 видах из 9 родов этого семейства свидетельствуют, что ГК$_3$ стимулирует прорастание покоящихся семян.

Особый характер прорастания семян наблюдается у надпорядка *Malvanae*. Большинство представителей этого надпорядка распространены главным образом в субтропических и тропических областях. Физиологический покой у их семян отсутствует или неглубок. Сильный ФМТ обнаружен у видов родов *Fremontodendron* (сем. *Sterculiaceae*) и *Tilia* (сем. *Tiliaceae*). В то же время почти

ИЦА 1

семействах подкласса Е. *Dilleniidae*

	Семя			Тип покоя
вскрывание	зародыш	эндосперм	кожура	
	М	+	Твердая	Б—$В_{1,2}$
В, НВ	К (из)	—, ±, +	Иногда твердая	Нет, $В_3$
В	К	—		$В_{1,2}$
В, НВ	М, ДК, К	+	Иногда толстая	Нет, $В_{1-3}$, Б—$В_{1-3}$, БВ—$В_1$, $А_2$—$В_1$, $А_2$—БВ—$В_3$
НВ	ДК	+		$А_2$—БВ—$В_1$
В	ДК (из)	+		БВ—$В_3$?
НВ	К	+	Тонкая	$А_2$—$В_3$
	ДК	+	Утолщение у микропиле	$А_{1,2}$—БВ—$В_{1,2}$
	К	—	Плотная	$А_ф$—$В_3$
В	М, К (?)	+		Нет, $В_1$, Б—$В_{1,3}$, БВ—$В_{1-3}$
	К	+	С ариллусом	$В_3$
В	К	+		$В_{1,2}$
	К	+	Твердая	$А_{1 \text{ или } 2}$
В	К	—		Нет (?)
В	К	—	Тонкая	Нет, $В_1$
НВ, В	К	—	Иногда толстая или ослизняющаяся	Нет, $В_{1,2}$, $А_1$—$В_1$
В	ДК	—		$В_1$
В, НВ	К, К (из)	—, ±	Иногда плотная	$В_1$, $А_{1,2}$—$В_{1,2}$
В	К (из)	+		$В_3$
В	К (из)	+		$В_1$, м. б. $В_3$
В	К	+	Мясистая	Нет, $А_ф$ или $А_2$
В	К (из)	+		Нет, $В_{1,2}$
В, НВ	К (из), К	+	Твердая	$А_1$, $А_ф$, $А_1$—$А_ф$—$В_3$
В	ДК (из), К (из), К	+, ±	Часто твердая	$А_ф$, $В_1$, $А_ф$—$В_1$
В, НВ	К	+, ±	Иногда с ариллусом	$В_1$, $А_ф$—$В_3$
НВ	К, К (из)	+, —	Тонкая	$А_1$, $А_{1,2}$—$В_{1,3}$
НВ	К (из)	+		Нет, $В_{1,2}$
	К (из)	+		$В_1$
НВ	К (из)	±		$А_1$—$В_1$
НВ	К	+	Плотно прилегает к околоплоднику	$В_{1,3}$
В, НВ	К	+, ±	Иногда покрыта слоем жира	$А_{1,2}$, $В_{1,3}$, $А_1$—$В_{1,2}$, $А_ф$ ($А_2$)—$В_1$
	К	—, +		$В_2$

вающийся; зародыш К — крупный, прямой, К (из) — крупный, изогнутый, ДК — довольно сутствует; типы покоя — см. текст.

для всех семейств этого надпорядка свойственно явление твердосемянности (роды *Fremontodendron* из сем. *Sterculiaceae*; *Tilia* и *Corchorus* из сем. *Tiliaceae*; *Abutilon*, *Malva*, *Sida*, *Urena* из сем. *Malvaceae*; *Bixa* из сем. *Bixaceae*). Особенно трудно прорастают семена видов рода *Tilia*, у которых тормозящее действие оказывают околоплодник, водонепроницаемая кожура и сильный ФМТ. Покой семян этих растений, вероятно, можно охарактеризовать формулой $А_1$—$А_ф$—$В_3$.

У остальных двух надпорядков — *Urticanae* и *Euphorbianae* — большей частью неглубокий физиологический покой семян в некоторых случаях осложняется тормозящим действием околоплодника. Так, для ряда видов родов *Aleurites* (сем. *Euphorbiaceae*) и *Ulmus* (сем. *Ulmaceae*) характерен экзогенный покой, связанный только со свойствами околоплодника. У некоторых видов родов *Euphorbia*, *Celtis* и *Ulmus* из этих семейств, а также *Humulus lupulus* из сем. *Cannabaceae* имеет место комбинированный покой.

Таким образом, в подклассе *Dilleniidae* отчетливо выявляется ветвь, которую образуют 4 порядка из надпорядка *Ericanae*, характеризующаяся недоразвитием зародыша. Для большинства ее представителей свойственны семена с морфофизиологическим покоем разной глубины, нередко осложненным тормозящим действием внешних покровов. Исключением являются виды *Bumelia* (сем. *Sapotaceae*, выделенное в особый пор. 56. *Sapotales*). Их семена содержат крупный зародыш, а кожура водонепроницаема. Для второй крупной ветви, состоящей из 4 надпорядков, характерны семена с крупным зародышем. У семян многих тропических видов, а также видов из сем. *Tamaricaceae*, большинства видов из сем. *Salicaceae* и некоторых других покоя нет. У большинства других представителей этой ветви физиологический покой неглубокий, иногда осложненный тормозящим действием околоплодника. Выделяется пор. 69. *Malvales*: в большинстве семейств семена имеют водонепроницаемую кожуру.

Подкласс F. *Rosidae* берет свое начало от каких-то общих с надпорядком *Dilleniidae* представителей *Magnoliidae* и составляет еще более обширное и сложное ответвление филогенетического древа. В этом подклассе насчитывается около 58 тыс. видов из более 3 тыс. родов, относящихся к 169 семействам и объединенных в 39 порядков и 9 надпорядков. Сведения о биологии прорастания семян имеются для представителей 48 семейств из 22 порядков всех 9 надпорядков (табл. 2). Наиболее полно исследованы условия прорастания семян в семействах *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae* и в ряде небольших семейств.

Надпорядок *Rosanae* включает 9 порядков, довольно сильно различающихся по строению репродуктивных органов и по особенностям прорастания семян. По Тахтаджяну (1987), для порядков 75. *Bruniales*, 78. *Droserales* и 79. *Gunnerales* типичны семена с маленьким зародышем. В порядках 74. *Cunoniales* и 77. *Saxifragales* имеются виды как с маленьким, так и с большим зародышем. По нашим данным, морфологический или морфофизиологический покой наблюдается в семействах *Saxifragaceae* (*Chrysosplenium alternifolium*, виды *Saxifraga*) и *Grossulariaceae* (виды рода *Ribes*), а также у видов рода *Drosera*. У семян видов *Ribes* глубина покоя сильно варьирует даже в разных образцах; дополнительная задержка прорастания часто связана с тормозящим действием плотной кожуры. Вместе с упомянутыми семействами в пор. 77. входят семейства *Crassulaceae* (роды *Bulliardia*, *Kalanchoe*, *Umbilicus*, *Sempervivum*, *Sedum*) и *Parnassiaceae* (*Parnassia*); у представителей этих родов зародыш крупный, а семена находятся в физиологическом покое. У большинства видов этого порядка морфофизиологический и физиологический покой неглубок, но у некоторых представителей родов *Sempervivum* и *Sedum* неглубокий физиологический покой осложнен тормозящим действием плотной кожуры.

Обширное сем. *Rosaceae* (пор. 80. *Rosales*) по типу плода довольно четко делится на 4 подсемейства. Для подсем. *Spiraeoideae* характерен плод многолистовка, для подсем. *Rosoideae* — орешек, многоорешек или его производные, для подсем. *Maloideae* — яблоко с кожистым эндокарпием, для подсем. *Prunoideae* — костянка. Правда, в подсем. *Rosoideae* выделяются роды *Rubus* и *Rhodotypos*, у которых плод многокостянка, а в подсем. *Maloideae* — роды *Cotoneaster* и *Crataegus*, имеющие плод яблоко с каменистым эндокарпием. Сведения об условиях прорастания семян есть более чем для 325 видов из 36 родов. Для семейства характерны семена с крупным хорошо дифференцированным зародышем при полной или частичной редукции эндосперма. Для семейства обычен

ФМТ прорастания семян разной силы, у некоторых видов покой усугубляется дополнительным влиянием покровов. В подсем. *Spiraeoideae* семена исследованных видов родов *Physocarpus* и *Sorbaria* не имеют покоя или находятся в физиологическом покое разной глубины. Между тем у представителей подсем. *Rosoideae* и *Prunoideae*, а также родов *Crataegus* и *Cotoneaster* твердый околоплодник оказывает на прорастание сильное тормозящее действие; семена некоторых видов рода *Amygdalus* находятся в экзогенном покое и легко прорастают после удаления косточки, у родов *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Prunus* удаление косточки намного сокращает длительность холодной стратификации.

Крупный зародыш обычно с полной или частичной редукцией эндосперма свойствен семенам растений еще 5 надпорядков подкласса *Rosidae* (*Myrtanae*, *Rutanae*, *Rhamnanae*, *Proteanae*, *Fabanae*). В этих таксонах широко распространен покой семян, связанный с ФМТ. Однако отдельные надпорядки или входящие в них более мелкие таксоны различаются по условиям прорастания семян. Так, растения большинства семейств из пор. 84. *Myrtales* являются обитателями субтропических и тропических областей. У них покой семян отсутствует или он неглубок. Наряду с этим у большинства представителей родов *Epilobium* и *Oenothera* (сем. *Onagraceae*), широко распространенных в умеренных странах северного полушария, семена также находятся в неглубоком физиологическом покое. Первое время они могут прорастать только на свету, но в процессе сухого хранения или после обработки ГК$_3$ приобретают способность прорастать и в темноте. У некоторых видов из пор. *Myrtales* большую или меньшую роль в задержке прорастания играют покровы. У видов рода *Melastoma* в кожуре присутствуют ингибиторы, у отдельных видов рода *Oenothera* физиологический покой осложнен ослизнением кожуры, происходящим при набухании семян. В некоторых случаях прорастанию семян мешает твердый околоплодник (сем. *Trapaceae*). В рассматриваемом надпорядке выделяется сем. *Rhizophoraceae* (пор. 83. *Rhizophorales*), где наряду с относительно крупным зародышем имеется массивный эндосперм. Виды родов *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia* входят в состав мангровых зарослей, им свойственна вивипария: семена прорастают прямо в плодах на материнском растении.

Для большинства исследованных представителей надпорядка *Rutanae* также характерен физиологический покой. Глубина покоя семян, определяемая силой действия ФМТ, варьирует не только у разных семейств, но и в пределах одного семейства и даже рода. В качестве примера приведем род *Acer* (сем. *Aceraceae* из пор. 88. *Sapindales*). Семена *A. saccharinum*, созревающие в начале лета, не имеют покоя и, если не попадают в благоприятные для прорастания условия, быстро теряют всхожесть. Большинство видов рода *Acer* характеризуется физиологическим покоем семян. Глубина его вырабатывалась у отдельных видов в зависимости от условий местообитания. Даже близкие виды, имеющие разные ареалы, различаются глубиной покоя семян: у *A. tataricum*, обитающего в европейской части СССР, покой семян глубокий, семена *A. ginnala*, произрастающего на Дальнем Востоке СССР, характеризуются менее глубоким покоем, еще менее глубокий покой у семян *A. semenovii*, вида, близкого к обоим предыдущим видам, но произрастающего в Средней Азии. У некоторых видов одревесневший околоплодник значительно усугубляет состояние покоя семян (*A. campestre*, *A. glabrum* и др.). В других семействах надпорядка *Rutanae* свойства покровных тканей также играют существенную роль в задержке прорастания семян, либо являясь единственной причиной покоя, либо усиливая физиологический покой. Водонепроницаемость кожуры вызывает покой семян у видов родов *Koelreuteria* и *Sapindus* (сем. *Sapindaceae*), *Larrea* (сем. *Zygophyllaceae*), *Zanthoxylum* (сем. *Rutaceae*) и *Geranium sylvaticum* (сем. *Geraniaceae*). У ряда видов покой семян связан с одревесневшим околоплодником (*Pistacia vera* и некоторые виды рода *Rhus*). Для других видов рода *Rhus* и видов рода *Cotinus* (сем. *Anacardiaceae*) характерен комбинированный покой. Исключением

ТАБЛ

Характеристика плодов и семян в

Надпорядок, № порядка	Семейство, подсемейство, род	Число родов в семействах	Имеются данные для числа		Плод
			родов	видов	тип
Rosanae					
77.	*Grossulariaceae*	1	1	23	Ягода
	Saxifragaceae	30	2	18	Ягода, коробочка
	Crassulaceae	35	5	12	Многолистовка
	Parnassiaceae	1	1	1	Коробочка
78.	*Droseraceae*	4	1	5	»
80.	*Rosaceae*:				
	подсем. *Spiraeoideae*	15	2	>3	Многолистовка
	подсем. *Rosoideae*	52	16	86	Многоорешек, орешек, многокостянка
	подсем. *Maloideae*	25	10	72	Яблоко с кожистым эндокарпием
	но: роды *Crataegus*, *Cotoneaster*		2	86	То же, но с каменистым эндокарпием
	подсем. *Prunoideae*	10	6	38	Костянка
Myrtanae					
83.	*Rhizophoraceae*	14	4		Ягода, коробочка
84.	*Melastomataceae*	200	1	1	Коробочка
	Myrtaceae	145	4	11	Коробочка, ягода
	Onagraceae	17	5	10	Коробочка
	Trapaceae	1	1	1	Пиренарий
	Lythraceae	28	2	6	Коробочка
	Sonneratiaceae	1	1	1	»
Fabanae					
86.	*Fabaceae*	650	62	205	Боб
Rutanae					
88.	*Staphyleaceae*	3	1	1	Коробочка
	Aceraceae	2	1	27	Двукрылатка
	Hippocastanaceae	2	1	7	Коробочка
	Sapindaceae	150	2	2	Коробочка, пиренарий
89.	*Rutaceae*	150	6	12	Коробочка, гесперидий, пиренарий
	но: род *Phellodendron*		1	3	Пиренарий
	Zygophyllaceae	22	2	2	Коробочка, ягода
	Meliaceae	53	1	1	Коробочка
	Anacardiaceae	~80	3	12	Пиренарий
91.	*Coriariaceae*	1	1	2	Схизокарпий
92.	*Linaceae*	6	2	2	Многолистовка, коробочка
93.	*Oxalidaceae*	6	1	2	Коробочка
	Geraniaceae	5	1	2	Стеригма
94.	*Balsaminaceae*	4	1	9	Коробочка
97.	*Polygalaceae*	15	1	3	»
Celastranae					
98.	*Aquifoliaceae*	2	2	7	Пиренарий
	Celastraceae	58	2	20	Коробочка
99.	*Viscaceae*	8	1	2	Пиренарий
	Santalaceae	35	1	1	Костянка
	Loranthaceae	65	1	1	Ягода
Rhamnanae					
100.	*Rhamnaceae*	60	3	12	Схизокарпий
	но: род *Ceanothus*		1	16	Пиренарий
101.	*Elaeagnaceae*	3	3	7	»
Proteanae					
102.	*Proteaceae*	75	5	23	Листовка, коробочка, орешек

ИЦА 2

семействах подкласса F. *Rosidae*

	Семя			Тип покоя
вскрывание	зародыш	эндосперм	кожура	
	М	+	Плотная	Нет, $А_2$, $А_2$—Б, $А_2$—БВ—$В_{2,\ 3}$
В	М	+		БВ—$В_1$, Б—$В_1$
В	К	±, —	Иногда плотная	Нет, $В_1$, $А_2$—$В_1$
В	К	±		В
В	М	+		Б—$В_{1,\ 3}$
В	К	+, ±		Нет, $В_{1-3}$
НВ	К	—, ±	Обычно тонкая	Нет, $В_{1-3}$, $А_2$—$В_{1-3}$
В	К	—, ±	Плотная	$В_{1-3}$, $А_1$—$В_{1-3}$
НВ	К	±	Тонкая	$А_2$, $В_2$, $А_2$—$В_{2,\ 3}$
НВ	К	—, ±	Тонкая	$А_2$, $А_2$—$В_{1-3}$
В, НВ	К (из)	+	Иногда с ариллусом	Нет (вивипария)
В	К	—		$А_1$
В	К	—, ±		Нет, $В_{1,\ 2}$
В, НВ	К	—	Иногда ослизняется	$В_{1,\ 3}$, $А_1$—$В_1$
НВ	К	—		$А_2$—$В_1$?
В	К	—, +		$В_{1,\ 2}$
В	К	—		$В_1$
В, НВ	К	—, ±, +	Твердая	Нет, $А_ф$, $В_3$, $А_ф$—$В_{1-3}$
В	К	+	С ариллусом	$В_3$
НВ	К (из)	—	Тонкая	Нет, $В_{1,\ 3}$, $А_{1,\ 2}$—$В_{2,\ 3}$
В	К (из)	—	Плотная	Нет, $А_1$—$В_3$
НВ, В	К (из)	—	Часто твердая или с ариллусом	Нет, $А_ф$, $В_3$, $А_ф$—$В_{1,\ 3}$
НВ, В	К, К (из)	+, ±	Иногда твердая	$А_ф$, $В_{1-3}$, $А_ф$—$В_3$
НВ	ДК	+	Тонкая	БВ—$В_1$, $А_2$—БВ—$В_3$
В	К	+	Иногда твердая	$А_ф$ или $А_2$, $А_ф$—$В_{1,\ 3}$
В	К		Тонкая	Нет, $В_1$
НВ	К, К (из)	±	Тонкая	$А_2$, $А_2$—$В_{1-3}$
НВ	К	±		$В_1$
В	К	±		$В_1$
В	К	+		$В_3$
В	К (из)	±, —		Нет, $А_ф$—$В_1$
В	К	±, —	Тонкая	Нет, $В_{1,\ 3}$
В	К	+		$В_{1,\ 3}$
НВ	М	+, твердый	Тонкая	$А_2$—Б—$В_{2,\ 3}$
В	ДК	+	С ариллусом	Нет, БВ—$В_3$, Б—$В_3$
НВ (?)	М	+, но не у корешка	Без кожуры	$А_1$ (?), вынужденный
НВ	ДК	+	» »	$А_2$ (ингибитор)
	К	+		$А_2$ (тоже?)
НВ	К, К (из)	±, +	Тонкая	Нет, $В_{1-3}$, $А_{1,\ 2}$—$В_{1-3}$
НВ	К	±	Твердая	$А_ф$, $А_ф$—$В_{2,\ 3}$
НВ	К	—, ±	Иногда твердая	Нет, $А_2$, $А_{1,\ 2}$—$В_{1,\ 2}$, $А_2$—$В_3$
НВ, В	К	—		Нет, $А_2$, $В_1$, $А_{1,\ 2}$—$В_{1,\ 2}$

Надпорядок, № порядка	Семейство, подсемейство, род	Число родов в семействах	Имеются данные для числа		Плод
			родов	видов	тип
Vitanae 103.	*Vitaceae*	12	2	12	Ягода
Cornanae 105.	*Garryaceae*	1	1	3	Пиренарий
	Cornaceae	3—6	1	12	»
	Nyssaceae	2	1	3	»
108.	*Araliaceae*	~80	5	15	»
	Apiaceae	300	30	63	Вислоплодник
	но: род *Echinophora*				»
111.	*Caprifoliaceae*	13	2	~30	Ягода, коробочка, пиренарий
	Sambucaceae	1	1	7	Пиренарий
	Viburnaceae	1	1	13	»
	Valerianaceae	13	3	6	Семянка
	Dipsacaceae	10	3	3	»
	Adoxaceae	3	1	1	Пиренарий

в надпорядке *Rutanae* являются виды рода *Phellodendron* (сем. *Rutaceae*), у которых зародыш не вполне развит (0.8 длины семени), а семена заключены в твердый околоплодник. Они находятся в сложном морфофизиологическом комбинированном покое.

Для семян растений из семейств *Rhamnaceae* и *Elaeagnaceae* (надпорядок *Rhamnanae*) и сем. *Proteaceae* (надпорядок *Proteanae*) характерен также крупный зародыш и покой, связанный с ФМТ разной силы. Глубокий покой наблюдается у родов *Shepherdia*, *Elaeagnus*, *Ceanothus*, *Rhamnus*. Кроме того, в задержке прорастания семян ряда видов в рассматриваемых надпорядках большую или меньшую роль играют свойства покровов. У родов *Hippophae* и *Shepherdia* (сем. *Elaeagnaceae*) прорастание задерживает в основном семенная кожура, а у видов рода *Elaeagnus* — внутренняя одревесневшая ткань гипантия (Сазонова, Елисеев, 1986). У видов рода *Ceanothus* покой семян вызывается водонепроницаемостью кожуры (иногда в сочетании с ФМТ).

Особо следует остановиться на обширном сем. *Fabaceae*, выделенном в пор. 86. *Fabales*, а теперь и особый надпорядок *Fabanae*. Для этого семейства типичен плод боб, вскрывающийся или невскрывающийся, а иногда распадающийся. Семена содержат крупный хорошо дифференцированный зародыш, эндосперм отсутствует или сохраняется в виде тонкого слоя. Характерной чертой этого семейства является особенность строения семенной кожуры, обусловливающая ее водонепроницаемость: в ней в большей или меньшей степени выражены слой так называемых палисадных клеток и кутикула (Попцов, 1976). Поэтому у подавляющего большинства исследованных видов семенам свойственно состояние физического покоя. Степень твердосемянности сильно варьирует у разных видов и даже в пределах одного вида в зависимости от условий созревания и хранения семян. До тех пор пока в семенах сохраняется достаточная влажность, они легко набухают, но высыхание приводит к развитию свойства водонепроницаемости. У таких культурных растений, как *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, *Vicia faba*, *Caragana arborescens*, твердые семена почти не образуются. Во влажные годы семена этих растений могут прорастать сразу после созревания. Но дикие сородичи этих видов нередко образуют большой процент твердых семян. В общем у большинства представителей этого обширного семейства имеется механизм, заключающийся в особенностях анатоми-

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

	Семя			Тип покоя
вскрывание	зародыш	эндосперм	кожура	
	М, ДК	+	Иногда толстая	БВ—В$_{1, 2}$, А$_1$—БВ—В$_{1-3}$
НВ	М	+	Тонкая	БВ—В$_{1, 2}$, Б—В$_3$
НВ	К	+		А$_{1, 2}$—В$_{1, 2}$
НВ	К	+		А$_2$ (?)—В$_{2, 3}$
НВ	М	+		Б, БВ—В$_{1-3}$, А$_2$—БВ—В$_3$, Б—В$_{2, 3}$, А$_2$—Б—В$_3$
НВ	М	+		Нет, Б—В$_{1-3}$, БВ—В$_{1-3}$, А$_1$—БВ—В$_1$
НВ	К	+		А$_1$—В$_2$
В, НВ	М, ДК	+		Нет, Б, Б—В$_{1-3}$, А$_2$—Б—В, А$_2$—БВ—В$_{1-3}$
НВ	ДК	+	Тонкая	А$_2$—В$_{1, 3}$
НВ	М	+		А$_2$—Б, А$_2$—Б—В$_3$
НВ	К	—		В$_{1, 3}$
НВ	К	+, ±	Тонкая	Нет, В$_1$
НВ	М	+		БВ—В$_3$

ческой структуры семенной кожуры, который в необходимых случаях вступает в действие, защищая семена от несвоевременного прорастания. Наряду с физическим покоем, выраженным или потенциально имеющимся, у многих видов бобовых функционирует ФМТ разной силы. У видов родов *Trifolium*, *Vicia*, *Stylosanthes* и некоторых других он слабый. Семена *Cassia marilandica*, *Cercis occidentalis*, *Gueldenstaedtia monophylla* находятся в глубоком комбинированном покое и прорастают только после длительной холодной стратификации, перед которой семена необходимо подвергать скарификации.

Среди эволюционно продвинутых таксонов подкласса *Rosidae* выделяются надпорядки *Celastranae*, *Vitanae* и *Cornanae*. Для большинства их представителей характерны недоразвитие зародыша и обильный эндосперм. Наряду с этим в семенах, как правило, функционирует ФМТ разной силы. Большое влияние на прорастание во многих случаях оказывают также особенности строения семенной кожуры и околоплодника.

В надпорядке *Celastranae* особенно глубокий морфофизиологический комбинированный покой наблюдается у видов родов *Ilex* и *Nemopanthus* (сем. *Aquifoliaceae*, пор. 98. *Celastrales*). Семена этих видов содержат крошечный зародыш, погруженный в твердый эндосперм, и заключены в толстый каменистый эндокарпий. Между тем у близкого сем. *Celastraceae* плод — вскрывающаяся коробочка, поэтому околоплодник не влияет на способность семян к прорастанию. Семена имеют ариллус, тонкую кожуру и содержат крупный, казалось бы, морфологически дифференцированный зародыш. Однако исследования М. М. Лодкиной (1966) показали, что его развитие при созревании семян у *Euonymus europaea* остается незавершенным. Поэтому для нарушения покоя семян этого вида необходима длительная двухэтапная стратификация. У некоторых видов рода *Euonymus* морфофизиологический покой сложный (БВ—В$_3$). Так, семена *E. maackii* не нуждаются в теплом этапе стратификации. У *E. nana* покой семян вообще отсутствует.

Особые условия необходимы для прорастания семян представителей пор. 99. *Santalales*, которые большей частью являются паразитами. У семян видов *Viscum* зародыш маленький и большая часть его, кроме корешка, погружена в эндосперм; семенная кожура отсутствует. Они прорастают только при соприкосновении с ветками растения-хозяина. У двух других представителей этого порядка

(*Amyema preissii* из сем. *Loranthaceae* и *Santalum album* из сем. *Santalaceae*) зародыш крупнее, но при этом сохраняется обильный эндосперм; кожура у семян *Santalum* также отсутствует. Наблюдаемая задержка прорастания семян растений этого порядка связана с околоплодником предположительно из-за присутствующих в нем ингибиторов.

В надпорядке *Vitanae* исследованы два рода из сем. *Vitaceae*. У видов рода *Parthenocissus* морфофизиологический покой семян сравнительно неглубокий, у видов рода *Vitis* — разной глубины и, как правило, осложнен присутствием толстой семенной кожуры.

Надпорядок *Cornanae* охватывает большое число видов, объединенных в 40 семейств и 9 порядков. Сведения о биологии прорастания семян имеются для представителей только 11 семейств из трех порядков. Но и эти данные свидетельствуют о большой неоднородности таксона. В пор. 105. *Cornales* наряду с сем. *Garryaceae* (род *Garrya*), для которого характерны маленький зародыш и соответственно морфофизиологический покой, входят семейства *Cornaceae* и *Nyssaceae*. У всех исследованных видов рода *Cornus* и 3 видов рода *Nyssa* семена хотя содержат обильный эндосперм, но зародыш у них крупный. Для них характерен физиологический покой разной глубины, в большей или меньшей степени усиленный присутствием твердого эндокарпия. Также неоднороден пор. 111. *Dipsacales*. У таких семейств, как *Caprifoliaceae* (роды *Lonicera* и *Weigela*), *Sambucaceae* (род *Sambucus*), *Viburnaceae* (род *Viburnum*) и *Adoxaceae* (род *Adoxa*), семена имеют недоразвитый зародыш и находятся в морфологическом либо морфофизиологическом (часто осложненном тормозящим действием околоплодника) и даже в эпикотильном покое, например у *Viburnum opulus*. Между тем в семействах *Valerianaceae* (род *Centranthus*, *Valeriana*, *Valerianella*) и *Dipsacaceae* (роды *Dipsacus*, *Knautia*, *Succisa*) семена содержат крупный зародыш. У большинства исследованных видов семена находятся в физиологическом, большей частью неглубоком покое. Нет указаний, что ткани околоплодника тормозят прорастание.

Пор. 108. *Apiales* объединяет 2 семейства (*Apiaceae* и *Araliaceae*), у большинства видов которых семена содержат маленький зародыш и характеризуются простым или сложным морфофизиологическим покоем разной глубины. Одним из исключений является род *Echinophora*; по наблюдениям Г. А. Денисовой (1960), у *E. trichophylla* зародыш вполне развит. В сем. *Araliaceae* присутствие эндокарпия влияет на способность семян некоторых видов к прорастанию. В сем. *Apiaceae* околоплодник, зачастую сросшийся с кожурой семени, не оказывает заметного действия на темпы прорастания. Правда, у некоторых видов, например *Ferula assa-foetida*, ряда видов *Bupleurum*, околоплодник содержит вещества, тормозящие прорастание семян.

В общем у большинства представителей подкласса *Rosidae* так же, как и у *Dilleniidae*, в семенах функционирует ФМТ. Однако входящие в него многочисленные таксоны сильно различаются по типам плода и особенностям строения семени, что во многом определяет различия в типе покоя семян. В большинстве случаев выделенные порядки отражают определенные типы покоя семян, а некоторые вариации в глубине физиологического покоя и в дополнительном влиянии экзогенных сил торможения прорастания, как и в предыдущем подклассе, определяются типом плода и эколого-географическими особенностями видов. У большинства порядков зародыш крупный и семена характеризуются физиологическим покоем разной глубины. Выделяется надпорядок *Fabanae*, семенам которого свойствен физический тип покоя. Особые филы представляют собой порядки 98. *Celastrales*, 99. *Santalales*, 103. *Vitales* и 108. *Apiales*, имеющие семена с маленьким зародышем. У большинства их покой морфофизиологический и лишь пор. *Santalales* стоит особняком — в него входят паразитические растения с особым характером прорастания семян. Наиболее примитивны порядки 77. *Saxifragales*, 105. *Cornales* и 111. *Dipsacales*, объединяющие семейства как с большим, так и с маленьким зародышем и соответственно с типами физиологического и морфофизиологического покоя семян.

В подкласс G. *Lamiidae* входят 53 семейства (в 11 порядках и 4 надпорядках). Сведения о биологии прорастания семян имеются для представителей 23 семейств из 8 порядков и 3 надпорядков (табл. 3). Ближе всего к подклассу *Rosanae* стоит надпорядок *Gentiananae*. В пор. 113. *Gentianales* ряду семейств свойственны семена с недоразвитым зародышем. У большинства исследованных видов из этих семейств наблюдается простой или сложный морфофизиологический покой разной глубины. ГК$_3$ стимулирует выход из покоя семян *Borreria stricta* (сем. *Rubiaceae*) и видов рода *Gentiana*. И только у тропического растения *Coffea arabica* (сем. *Rubiaceae*) семена не имеют покоя. В этом надпорядке выделяются роды *Nertera*, *Oldenlandia*, *Sherardia* (сем. *Rubiaceae*) и роды *Asclepias*, *Cryptostegia*, *Gomphocarpus* (сем. *Asclepiadaceae*), семена которых имеют крупный зародыш и находятся в неглубоком физиологическом покое, иногда осложненном присутствием околоплодника. В сем. *Oleaceae* (пор. 114. *Oleales*) у большинства родов плод невскрывающийся и присутствие околоплодника в большей или меньшей степени тормозит прорастание семян. Зародыш у одних видов крупный, у других несколько меньше длины семени. В силу этих причин тип покоя у представителей этого семейства варьирует довольно сильно. Так, свежесобранные семена видов рода *Ligustrum* легко прорастают, а при подсыхании впадают в физиологический покой и нуждаются в длительной холодной стратификации. У *Chionanthus virginicus* семена находятся в морфофизиологическом эпикотильном покое. Морфофизиологический покой, усиленный присутствием твердой косточки, наблюдается у *Olea europaea*. Значительно варьирует тип покоя в пределах рода *Fraxinus* (Николаева, 1958). Восточно-азиатские представители подрода *Ornus* (*F. rhynchophilla*, *F. bungeana*, *F. longicuspis*) образуют семена, характеризующиеся слабым экзогенным покоем (А$_1$), связанным с присутствием околоплодника. Неглубокий комбинированный покой А$_1$—В$_1$ наблюдается у *F. spaethiana*. Между тем североамериканские виды секции *Melioides* из подрода *Fraxinaster* (*F. pennsylvanica* и некоторые другие) характеризуются промежуточным (А$_1$—В$_2$), а *F. americana* из той же секции — глубоким комбинированным покоем (А$_1$—В$_3$). От упомянутых видов резко отличаются 3 вида из секции *Bumelioides* подрода *Fraxinaster*, имеющие резко разобщенные ареалы: *F. nigra*, *F. mandshurica* и *F. excelsior*. Они образуют семена с довольно большим, но недоразвитым зародышем (Ляшук, 1971). Семена этих видов находятся большей частью в глубоком морфофизиологическом покое, осложненном присутствием околоплодника (А$_1$—Б—В$_3$). Наблюдения показали, что величина семени и зародыша, а также глубина покоя семян у *F. excelsior* зависят от географических условий (Николаева, Воробьева, 1978). В сем. *Oleaceae* выделяется род *Syringa*, для которого характерны вскрывающийся плод и семена с полностью развитым зародышем, находящиеся в неглубоком физиологическом покое.

Большое разнообразие в особенностях прорастания семян наблюдается в надпорядке *Solananae*. Для большинства семейств характерен крупный зародыш. Физиологический покой неглубок или вообще отсутствует. У семян видов из сем. *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae* и *Cordiaceae* задержка прорастания вызвана водонепроницаемостью кожуры. Некоторое недоразвитие зародыша отмечено у видов *Solanum* и *Cuscuta*, но неясно, в какой мере это сказывается на способности семян к прорастанию. Маленький зародыш характерен для семейства *Hydrophyllaceae*; семена большинства исследованных видов характеризуются морфологическим и морфофизиологическим покоем, обычно неглубоким. В этом семействе исключение представляет род *Phacelia*, семена которого имеют крупный зародыш. Обработка ГК$_3$ и некоторыми другими физиологически активными веществами стимулирует прорастание семян представителей всех четырех порядков *Solananae*: виды родов *Hyoscyamus* и *Solanum* (сем. *Solanaceae*), *Collomia* (сем. *Polemoniaceae*), *Heliotropium* (сем. *Boraginaceae*), *Hydrophyllum*,

ТАБЛ

Характеристика плодов и семян в семействах

Надпорядок, № порядка	Семейство, род	Число родов в семействах	Имеются данные для числа		Плод
			родов	видов	тип
	Подкласс G. *Lamiidae*				
Gentiananae 113.	*Apocynaceae*	300	1	1	Листовка
	Gentianaceae	83	8	38	Коробочка
	Menyanthaceae	5	2	2	»
	Rubiaceae	500	8	16	Коробочка, пиренарий, орешек
	но: роды *Nertera*, *Oldenlandia*, *Sherardia*			по 1	
	Asclepiadaceae	250	3	4	Листовка
114.	*Oleaceae*	30	5	36	Костянка, орех
	но: род *Syringa*		1	17	Коробочка
Solananae 116.	*Solanaceae*	90	9	17	Коробочка, ягода
	но: род *Solanum*		1	14	Ягода
117.	*Convolvulaceae*	55—58	2	3	Коробочка
	Cuscutaceae	1	1	8	»
118.	*Polemoniaceae*	17	2	3	»
119.	*Boraginaceae*	100	7	12	Ценобий
	Cordiaceae	5—6	1	2	»
	Hydrophyllaceae	18	3	5	Коробочка
	но: род *Phacelia*		1	3	
Lamianae 120.	*Scrophulariaceae*	300	28	>90	Коробочка
	Lentibulariaceae	4	2	3	»
	Plantaginaceae	3	1	9	»
	Globulariaceae	2	1	1	Орех
	Bignoniaceae	110	4	5	Коробочка
	Gesneriaceae	125	2	~2	»
	Myoporaceae	3	1	1	Костянка (?)
	Acanthaceae	250	2	3	Коробочка
122.	*Verbenaceae*	100	3	6	Ценобий
	Lamiaceae	200	28	41	»
	Подкласс H. *Asteridae*				
Campanulanae 124.	*Campanulaceae*	50—55	3	24	Коробочка
Asteranae 128.	*Asteraceae*	~1300	52	81	Семянка

Nemophila, *Nama* и *Phacelia* (сем. *Hydrophyllaceae*) и т. д. Стимулирующее действие кинетина обнаружено на семенах видов *Collomia*, *Hydrophyllum* и *Nemophila*. Обработка фузикокцином стимулирует прорастание семян *Phacelia*.

Надпорядок *Lamianae* также содержит довольно разнородные по характеру покоя семян семейства. У большинства семейств зародыш крупный, семена, как правило, не имеют покоя или находятся в неглубоком физиологическом покое. Однако в некоторых семействах пор. 120. *Scrophulariales* есть роды с маленьким зародышем (*Alectra*, *Aeginetia*, *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Orobanche*, *Rhinanthus* из сем. *Scrophulariaceae* и *Urticularia* из сем. *Lentibulariaceae*). Особенности прорастания семян в большой мере определяются характером существования растений. Семена паразитов (виды родов *Alectra*, *Lathraea*, *Orobanche*, *Striga* и некоторых других) находятся в вынужденном покое и прорастают под влиянием выделений из корней растения-хозяина. Полупаразитические и автотрофные

ИЦА 3
подклассов G. *Lamiidae* и H. *Asteridae*

	Семя			Тип покоя
вскрывание	зародыш	эндосперм	кожура	
В	М	+		Б—$В_2$
В	М	+		Нет, $А_1$, Б—$В_1$, БВ—$В_{1-3}$, $А_ф$—БВ—В
В	М	+	Иногда плотная	Б—В, БВ—$В_2$
В, НВ	М, ДК	+		Нет, Б—$В_3$, БВ—$В_{1, 3}$
	К	+		$В_1$, $А_2$—$В_2$
В	К	+		$В_1$
НВ	ДК, К	+	Тонкая, иногда сросшаяся с эндоспермом	Нет, $А_1$, $А_1$—$В_{1-3}$, Б—$В_3^3$, $А_{1, 2}$—Б—$В_{2, 3}$
В	К	±		$В_1$
В	К (из)	+	Иногда толстая	Нет, $В_{1-3}$
	ДК	+		$А_1$—$В_1$
В	К (из)	+, ±	Иногда твердая	Нет (у незрелых), $А_ф$
В	ДК (из)	+	Часто твердая	Нет (у незрелых), $А_ф$, $В_1$
В	К	+		$В_{1, 2}$
НВ	К	—, ±	Иногда твердая	Нет, $А_ф$, $В_1$, $А_ф$—$В_{1-3}$
НВ	К	—	» »	Нет, $А_ф$
В	М, ДК	+		Б, Б—$В_3$, БВ—$В_1$, $А_1$—БВ—$В_1$
	К	±		$В_1$
В	К, ДК, М	+		Нет, вынужденный, $В_{1-3}$, БВ—$В_1$
В	К, М	±, +		$В_1$, Б—$В_1$
В	К	+		Нет, $В_1$
НВ	К	+		Нет, $В_1$
В	К, ДК	—, +		Нет, $В_{1, 3}$
В	К	±		$В_1$
НВ	К	±		$В_1$
В	К	—	Иногда выделяет слизь	$В_1$, $А_1$—$В_1$
НВ	К	—	Иногда толстая	$В_1$, $А_2$—$В_{1,3}$
НВ	К	—, ±, +		$В_{1-3}$, $А_{1, 2}$—$В_{1-3}$
В	К	+		$В_{1, 3}$
НВ	К	—		Нет, $В_{1-3}$, $А_{1, 2}$—$В_{1, 2}$

представители сем. *Scrophulariaceae* характеризуются физиологическим или морфофизиологическим, большей частью неглубоким, реже глубоким покоем семян. Однако рост проростков у полупаразитов вне связи с растением-хозяином затруднен. У представителей пор. 120. *Scrophulariales* плоды большей частью вскрывающиеся. Между тем у семейств *Verbenaceae* и *Lamiaceae* (пор. 122. *Lamiales*) физиологический покой семян нередко осложнен тормозящим влиянием околоплодника. Обработка $ГК_3$ стимулирует прорастание семян различных представителей надпорядка *Lamianae*, в частности это установлено для 15 из 28 исследованных родов сем. *Lamiaceae*.

В общем для подкласса *Lamiidae* характерно большое разнообразие типов плода и особенностей строения семени, а потому и типов покоя. Почти во всех таксонах в той или иной степени выражен ФМТ, большей частью слабый.

Подкласс H. *Asteridae* несомненно является наиболее продвинутым в эволюционном отношении. Он объединяет почти 1.5 тыс. родов и более 27 тыс. видов из 13 семейств, объединенных в 5 порядков и 2 надпорядка. Мы располагаем сведениями (табл. 3) о биологии прорастания семян 24 видов из 3 родов сем. *Campanulaceae* (пор. 124. *Campanulales*) и 81 вида из 52 родов сем. *Asteraceae* (пор. 128. *Asterales*). Наблюдения свидетельствуют, что каждое семейство отличается однородностью в строении и биологии репродуктивных органов. Для сем. *Campanulaceae* характерны вскрывающийся плод коробочка и семена с крупным зародышем и обильным эндоспермом. Все роды сем. *Asteraceae* имеют плод семянку. Их семена также содержат крупный зародыш, но эндосперм отсутствует. У большинства видов обоих семейств семена сразу после созревания способны прорастать или находятся в физиологическом покое, большей частью неглубоком, и лишь у некоторых видов — в глубоком физиологическом или комбинированном покое. Для рассматриваемых семейств весьма характерно явление светочувствительности семян; у некоторых видов семена даже после длительной холодной стратификации лучше прорастают на свету. Обработка ГК$_3$ и некоторыми другими стимуляторами (кинетином, а чаще тиомочевиной) способствует нарушению покоя семян многих видов.

Подведем некоторые итоги рассмотрения особенностей прорастания семян различных подклассов двудольных растений в связи с систематическим положением отдельных таксонов. Напомним, что ограниченность охвата этими данными видового разнообразия во многих случаях может сказаться на объективности выводов, к которым приходит автор.

Явление покоя семян характерно для растений всех 8 подклассов. Однако оно не наблюдается или слабо выражено у ряда видов из различных таксонов: у тропических растений, а также у видов из иных климатических зон, но с особыми биологическими свойствами, например плодоносящих в начале лета, ведущих паразитический образ жизни, а также у большинства культурных растений в результате селекционной деятельности человека.

Анализ типов покоя семян позволяет выявить их связь с систематическим положением семейств и таксонов более высокого ранга. Ранее было показано (Николаева, 1988), что в наиболее примитивных подклассах *Magnoliidae* и особенно *Ranunculidae* преобладают виды с морфофизиологическим покоем семян. В подклассе *Hamamelididae* большинство, а в подклассе *Caryophyllidae* все виды характеризуются физиологическим покоем семян разной глубины. В 3 подклассах, рассмотренных в настоящей статье (*Dilleniidae*, *Rosidae* и *Lamiidae*), наблюдается широкий спектр типов покоя семян, хотя преобладают во всех этих подклассах виды, которым свойственны семена с крупным зародышем и физиологическим покоем разной глубины. Однако в каждом из первых двух подклассов выявляются филы, у представителей которых зародыш недоразвит и семена находятся в морфофизиологическом покое. Так, в подклассе *Dilleniidae* маленький зародыш характерен для исходного надпорядка *Dillenianae*. От него берет начало надпорядок *Theanae*, в который входят представители как с крупным, так и с маленьким зародышем. Через порядок *Actinidiales* с ним связан ряд порядков, входящих в надпорядок *Ericanae*, для многих из которых также характерно недоразвитие зародыша и морфофизиологический покой семян (порядки *Ericales*, *Diapensiales*, *Primulales*). Для остальных исследованных порядков надпорядка *Ericanae* и для всех надпорядков второй мощной ветви подкласса характерны семена с крупным зародышем и физиологическим покоем разной глубины. В подклассе *Rosidae* исходным является порядок *Saxifragales*, который объединяет виды как с крупным, так и с маленьким зародышем. Среди эволюционно продвинутых таксонов выделяются надпорядки *Celastranae* и *Vitanae*, для большинства представителей которых характерно недоразвитие зародыша. К ним примыкает и надпорядок *Cornanae*, в котором для семейств некоторых порядков, в частности для обширного порядка *Apiales*, также свойственны недоразвитие зародыша и соответственно морфофизиологический покой семян.

Несколько отличная картина наблюдается в подклассе *Lamiidae*. Во всех трех надпорядках этого подкласса имеются семейства с недоразвитым зародышем. Иными словами, во всех надпорядках преобладают виды, у которых семена находятся в неглубоком физиологическом покое, однако имеются также виды с морфофизиологическим покоем семян. Наиболее продвинутый подкласс двудольных — *Asteridae* — характеризуется большим единообразием условий прорастания семян. Для его представителей типичны полное развитие зародыша и отсутствие покоя или неглубокий физиологический покой.

В отношении других структурных особенностей семян, влияющих на покой, столь определенных закономерностей не выявляется. Водонепроницаемость семенной кожуры обнаруживается в отдельных родах различных семейств большинства подклассов. Но для определенных надпорядков — в подклассе *Dilleniidae* для *Malvanae*, а в подклассе *Rosidae* для *Fabanae* — это свойство типично для большинства представителей. Выявить связь между тормозящим действием околоплодника и систематическим положением видов не удается, поскольку тип плода сильно варьирует не только в пределах крупных таксонов, но и в пределах семейств и даже родов.

На основании ранее опубликованных (Николаева, 1988) и изложенных в настоящей работе данных можно сделать следующие выводы.

1. Физиологический механизм торможения прорастания семян свойствен представителям всех 8 подклассов двудольных растений. Он обычно сильнее проявляется среди более примитивных подклассов и примитивных таксонов в пределах других подклассов. В подклассах *Magnoliidae* и *Ranunculidae* нередко наблюдается особо сложный характер действия ФМТ. В эволюционно продвинутых таксонах отдельных подклассов и в подклассе *Asteridae* ФМТ выражен слабо или вообще отсутствует.

2. В наиболее примитивных подклассах покой семян определяется не только ФМТ, но и недоразвитием зародыша. Это же имеет место в отдельных филах эволюционно продвинутых подклассов *Dilleniidae* и *Rosidae* как в наиболее примитивных таксонах той или иной ветви, так и в более продвинутых. Лишь в подклассе *Lamiidae* морфофизиологический покой встречается в отдельных семействах различных надпорядков. В подклассах *Caryophyllidae* и *Asteridae* недоразвитие зародыша вообще не встречается.

3. Водонепроницаемость кожуры наблюдается у отдельных представителей разных семейств. Но в подклассах *Dilleniidae* и *Rosidae* сформировались особые надпорядки, где этот механизм торможения прорастания выражен у большинства представителей.

4. Не выявляется зависимость тормозящего действия околоплодника от систематического положения таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 391 с. — *Войтенко В. Ф.* Особенности прорастания семян некоторых гетерокарпных крестоцветных // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1969. № 3. С. 72—77. — *Денисова Г. А.* Некоторые вопросы биологии прорастания семян *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Haussion.) Schischk. и *Echinophora trichophylla* Smith // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 2. С. 249—252. — *Лодкина М. М.* Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.) в период стратификации семян // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 649—659. — *Лящук А. И.* Анатомические изменения зародыша *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 11. С. 1689—1693. — *Николаева М. Г.* Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 679—683. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 508—521. — *Николаева М. Г., Воробьева Н. С.* Биология прорастания семян ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L). различного географического происхождения // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1155—1167. — *Николаева М. Г.*, *Разумова М. В.*, *Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Попцов А. В.* Твердые семена. М.: Наука, 1976. 156 с. — *Сазонова Л. И.*, *Елисеев И. П.* Основные направления эволюции плода и семени лоховых (*Elaeagnaceae* Juss.) // Биология, химия, интродукция и селекция облепихи. Горький, 1986. С. 17—20. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IV 1988.

SUMMARY

An analysis of the types of the organic seed dormancy was conducted in different taxa of dicotyledonous plants according to the system of A. L. Takhtajan (1987). It is shown that unlike first four subclasses previously analysed (Nikolaeva, 1988), the subclasses *Dilleniidae. Rosidae* and *Lamiidae* are characterized by a wide spectrum of seed dormancy types. However the species with large embryos and physiological types of seed dormancy (connected with the physiologocal mechanism of germination inhibition, PMI) are predominant. There are several phyla in the subclasses *Dilleniidae* and *Rosidae* in which the major part of the species has seeds with small embryos and hence the morphophysiological type of dormancy. Families including plants with small embryos are found in all taxa of the subclasses *Lamiidae*. The most advanced subclass *Asteridae* is characterized by the uniformity of seed germination type; the seeds of most of the species have nondeep physiological dormancy or no dormancy at all. Some general conclusions can be done: (1) PMI is observed in seeds of members of all eight subclasses of dicotyledonous plants. It is expressed stronger in the more primitive taxa. (2) Morphophysiological types of seed dormancy, which are connected with both the PMI and the underdevelopment of the embryo, are characteristic of the subclasses *Magnoliidae*, *Ranunculidae* and of some taxa from other subclasses, but not of *Caryophyllidae* and *Asteridae*.

УДК 581.45 : 58 (4—191)

Т. В. Герасименко, И. А. Попова, Н. М. Александрова

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ (О. ВРАНГЕЛЯ)

T. V. GERASIMENKO, I. A. POPOVA, N. M. ALEXANDROVA. ON THE CHARACTERIZATION OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND PHOTOSYNTHESIS IN PLANTS OF ARCTIC TUNDRA (THE WRANGEL ISLAND)

Для 25 видов высших растений о-ва Врангеля приведены максимальные величины содержания в листьях хлорофиллов (а+б), каротиноидов и потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ), а также световая зависимость ПИФ. Растения арктической тундры имеют сравнительно небольшое количество зеленых пигментов в листьях (0.5—2.9 мг·г$^{-1}$ сырой массы), близкое к таковому у растений других биомов с экстремальными условиями — высокогорий и пустынь. Отличительной особенностью изученных растений является относительно невысокая межвидовая дифференциация как по содержанию хлорофиллов и каротиноидов, так и по их соотношению в пигментном комплексе, которое в среднем равно 4.8. При сравнении видов обнаружена положительная корреляция (r=0.9) между максимальной концентрацией хлорофиллов и максимальной ПИФ. По максимальной ПИФ и содержанию хлорофиллов рассчитаны величины фотосинтетической единицы (ФСЕ), которые оказались равными 120—290 молекулам.

Данные об ассимиляционной деятельности арктических растений крайне важны для понимания механизмов адаптации растений к условиям обитания, которые с общепланетарной позиции являются экстремальными. К настоящему времени выполнен ряд исследований (Tieszen, 1970, 1973; Швецова, 1971; Герасименко, Заленский, 1973, 1982; Hartgerink, Mayo, 1976; Назаров, 1977; Кислюк, Шейнина, 1985; Ледяйкина, 1987, и др.), посвященных некоторым аспектам фотосинтетической деятельности растений Крайнего Севера.

Однако данных о пигментах пластид дикорастущих растений Арктики очень мало. В то же время сведения о них представляют собой необходимую часть эколого-физиологической характеристики вида, позволяющую наряду с другими особенностями фотосинтеза выявить адаптацию фотосинтетического аппарата среди целого арсенала приспособлений, обеспечивающих жизнедеятельность зеленого растения в суровых условиях Арктики.

Накопление материала о фотосинтезе и пигментах растений разных биомов необходимо и для изучения вариабельности параметров ассимиляционного процесса в растительном мире (Заленский, 1977), и для оценки жизненной стратегии различных растений в фитоценозах (Юрцев, 1986).

Для ряда природных зон имеются сведения о количестве пигментов в пластидах листьев обитающих там растений (Попова, 1958; Egle, 1960; Цельникер, 1978; Попова и др., 1984а, б; Горышина, 1988, и др.). Они получены в работах, которые являются продолжением классических работ В. Н. Любименко (1916) о пигментах растений разных географических широт. Среди растений тундрового биома исследованы только некоторые однодольные Аляски (Tieszen, 1970, 1973) и ряд растений горно-тундрового пояса Хибин (Лукьянова и др., 1986).

В предыдущей работе (Герасименко и др., 1988) была описана динамика содержания хлорофиллов и интенсивность фотосинтеза в связи с фенологическим развитием у 25 видов цветковых растений о-ва Врангеля. Многократные определения хлорофиллов и ПИФ в разные сроки вегетации позволили надежно выявить их максимальные величины, представленные в настоящей работе. Задача данной статьи состоит в том, чтобы охарактеризовать ассимиляционный аппарат растений арктической тундры о-ва Врангеля по содержанию хлорофиллов и каротиноидов и сопоставить их количество с интенсивностью и световой зависимостью фотосинтеза, а также с величинами фотосинтетической единицы (ФСЕ) у изученных видов растений.

Природные условия, объекты, методика

В окрестностях бухты Роджерса (71° с. ш. и 178° з. д.), где проводились исследования, насчитывается 189 видов цветковых растений (Китсинг и др., 1974). Половина видов высших растений, включенных в список конкретной флоры, являются редкими или встреченными единично.

Большинство изученных нами объектов — двудольные травянистые многолетники (табл. 1), играющие заметную роль в фитоценозах острова. Из однодольных травянистых многолетников исследованы *Carex lugens* — доминант осоково-разнотравных суглинисто-щебнистых тундр, распространенных в предгорной части острова, и *Alopecurus alpinus* — обычный вид для влажных глинисто-щебнистых разнотравно-пушицево-злаковых тундр. Из кустарничков выбраны зимнелетнезеленый *Dryas punctata* и летнезеленый *Salix glauca*, оба имеют шпалерную форму роста и являются доминантами различных вариантов разнотравно-кустарничковых тундр. Все растения брались на постоянных участках, описанных ранее (Герасименко и др., 1988). Выполненные нами на этих участках описания и анализы показали, что здесь представлены варианты арктотундровых, глееватых и суглинистых почв с плохой выраженностью профиля, со слабокислой за счет скрытой обменной кислотности реакцией. Содержание гумуса под дерниной — 2—3 %, его количество резко убывает с глубиной. Ввиду криогенного образования, заторможенности процессов разложения и минерализации эти почвы бедны усвояемыми азотистыми соединениями. В 100 г почвы содержание валового азота составляет 0.45 мг.

Климат региона суров, растения вегетируют около 2.5 мес, безморозный период отсутствует. Нами рассчитана наиболее вероятная за вегетацию температура на уровне обитания низкорослых арктических растений. Она составляет 0—+5 °C, что не исключает нагрева листьев при благоприятной погоде до 20—25 °C (Герасименко, Заленский, 1982).

Бóльшая часть вегетационного периода проходит при световом режиме, для которого характерно круглосуточное освещение во время полярного дня и высокая доля рассеянной радиации в общем потоке. При облачной и туманной погоде приток суммарной радиации[1] за сутки не превышает 100—180 кал·см$^{-2}$, однако в ясные дни ее величины весьма значительны — более 500 кал·см$^{-2}$. Среднесуточные величины наибольшие в июне — 520 и в июле — 426, а в августе падают до 258 кал·см$^{-2}$. Благодаря полярному дню, высокой прозрачности атмосферы, низкому абсолютному содержанию водяного пара и ряду других причин (Черниговский, Маршунова, 1965) июньские величины суточного прихода суммарной радиации в высоких широтах нередко оказываются выше, чем в умеренных.

Данные о ФАР и освещенности приводились нами ранее (Герасименко, Китсинг, 1974). Освещенность горизонтальной поверхности тундры на о-ве Врангеля при ясном небе составляет 40—60 клк (0.2—0.3 кал·см$^{-2}$ ФАР), поверхности, перпендикулярной солнечным лучам, — до 80—90 клк (0.4—0.5 кал·см$^{-2}$ ФАР).

---

[1] Здесь использованы результаты многолетних актинометрических наблюдений Полярной станции о-ва Врангеля.

Для определения пигментов брали листья с наиболее типичных экземпляров растений. В настоящей публикации приводятся данные о максимальном содержании пигментов, найденном для каждого вида в течение двух вегетационных периодов. Для большинства изученных растений оно было выявлено на завершивших рост листьях в генеративную фазу развития растения и в наиболее благоприятный по сочетанию экологических условий отрезок лета. В это время наблюдался пик цветения в большинстве фитоценозов острова.

Количество хлорофиллов (а+б) исследовали в течение двух лет: 1978 и 1979 гг., а каротиноидов — только в 1979 г. Концентрацию хлорофиллов определяли на ФЭК (Бажанова и др., 1964) на месте — в полевой лаборатории о-ва Врангеля. Часть ацетоновой вытяжки из листьев в запаянном виде, хранящуюся при околонулевой температуре, доставили в Ленинград, где повторно определили количество хлорофиллов, а также каротиноидов. Для этого каротиноиды без разделения на отдельные компоненты отделяли от хлорофиллов, используя щелочные пластинки, приготовленные по методу Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко и Д. И. Сапожникова (1969). Суммарную концентрацию желтых пигментов определяли на ФЭК с учетом коэффициента лютеина.

Расчеты количества пигментов сделаны на единицы сырой, сухой массы и площади листа, соотношения которых оценивали в каждом опыте. В течение лета для каждого вида выполнено от 4 до 6 определений содержания хлорофиллов во все основные фазы развития. В каждом опыте использовано 3—5 параллельных проб листьев, каждая из которых содержала не менее 500 мг сырой массы.

На протяжении вегетационного периода исследовали световую зависимость ПИФ, измеряемую радиометрическим методом при концентрации CO_2 от 0.5 до 1 % (Вознесенский и др., 1965). Обычно измерения выполняли в предполуденные часы одновременно с отбором проб на пигменты. Для создания разной освещенности использовали камеру — клин с набором нейтральных светофильтров, что позволяло в одном опыте измерить ПИФ при 6 различных значениях освещенности. Температура листьев в камере за 5—10-минутную экспозицию не превышала их температуру в тундре более чем на 1.5—2.5 °С. Контроль за ней осуществляли с помощью микроэлектротермометра АФНИИ. Для создания максимально высокой освещенности камеру располагали перпендикулярно солнечным лучам. Опыты выполнены в трехкратной биологической повторности.

Отклонения от средних величин количества пигментов и ПИФ[2] (мг CO_2 на 1 г сухой массы в 1 час), приведенные на графиках и в таблице, укладываются в 5 % при расчете на сырую и сухую массу, а при расчете на 1 дм^2 площади листа — в 10 %.

Результаты и их обсуждение

Чтобы выявить отношение к свету растений о-ва Врангеля, мы провели многократные определения зависимости ПИФ от освещенности на разных этапах развития растений (рис. 1). Среди полученных для каждого вида световых кривых имеются и такие, которые были измерены на завершивших рост листьях и при оптимальной температуре. Устранение ограничения фотосинтеза концентрацией CO_2 и температурой позволило характеризовать потенциальные возможности ассимиляционного аппарата растений (Заленский, 1977; Слемнев и др., 1978) и сравнить между собой различные таксоны по их отношению к свету в условиях данного региона.

---

[2] ПИФ далее в мг CO_2 г$^{-1}$·ч$^{-1}$.

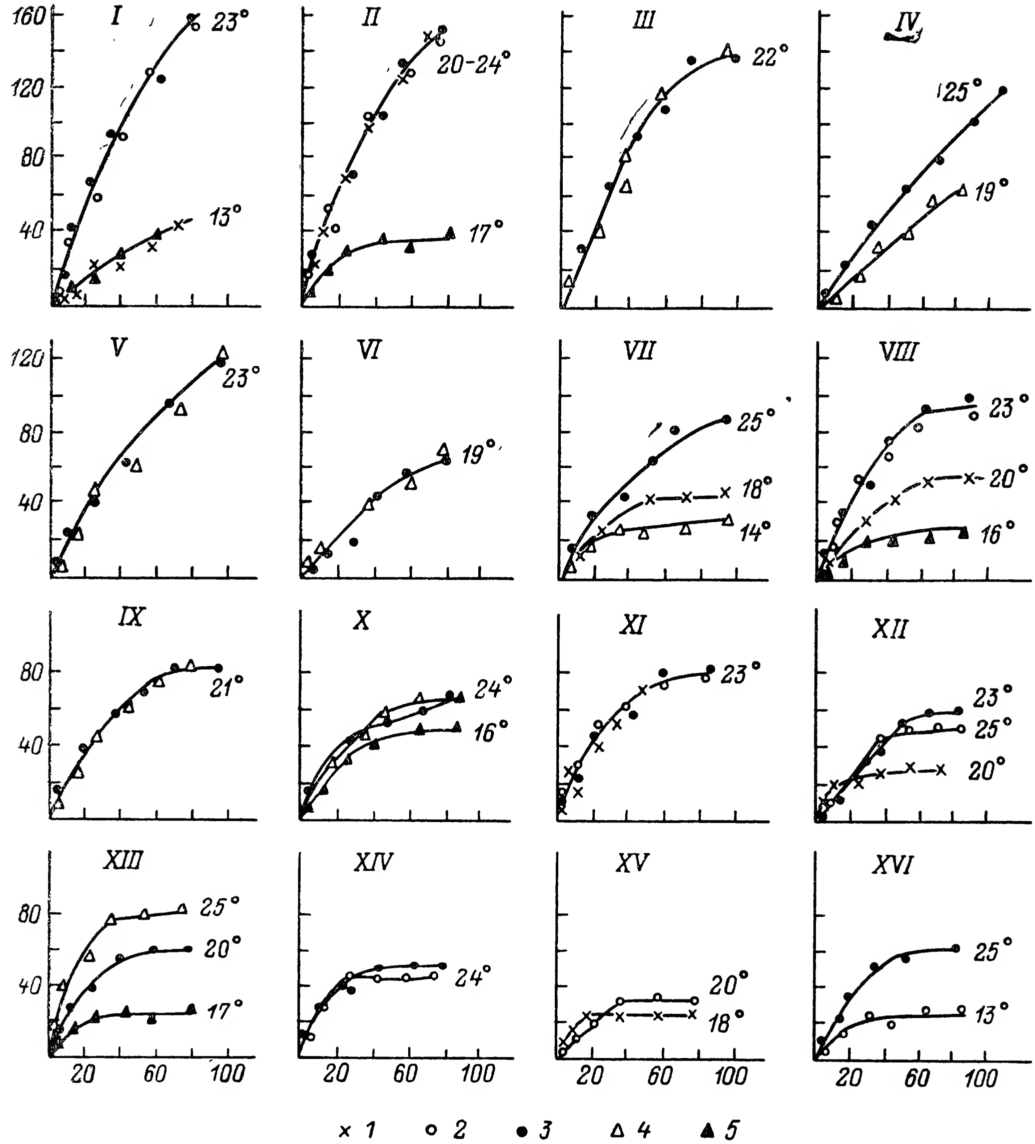


Рис. 1. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) листьев от освещенности у растений о-ва Врангеля в разные фазы развития.

По оси абсцисс: освещенность, клк; по оси ординат: ПИФ, мг CO_2 г$^{-1}$·ч$^{-1}$. Фенофазы: *1* — вегетация, *2* — бутонизация, *3* — цветение, *4* — плодоношение, *5* — плодоношение — осеннее раскрашивание. Около световых кривых указана температура листьев в камере во время измерений. Виды растений: I — *Astragalus umbellatus*; II — *Saussurea tilesii*; III — *Polemonium boreale*; IV — *Papaver radicatum*; V — *Primula tschuktschorum*; VI — *Oxyria digyna*; VII — *Pedicularis sudetica*; VIII — *Claytonia arctica*; IX — *Carex lugens*; X — *Nardosmia frigida*; XI — *Alopecurus alpinus*; XII — *Artemisia borealis*; XIII — *Salix glauca*; XIV — *Dryas punctata*; XV — *Allium schoenoprasum*; XVI — *Saxifraga hirculus*.

Среди исследованных ранее (Герасименко, Китсинг, 1974) и теперь (рис. 1) растений можно выделить три группы видов, различающиеся параметрами световых кривых ПИФ. У представителей первой группы *Saussurea tilesii*, *Papaver radicatum*, *Primula tschuktschorum*, *Rumex arcticus*, *Astragalus umbellatus* ПИФ возрастает по мере увеличения освещенности вплоть до 90 клк, т. е. плато насыщения у световых кривых отсутствует. К этой группе крайне светолюбивых растений примыкают те, у которых на световых кривых плато есть, но достигается лишь при очень высоких величинах освещенности. Так, у *Oxyria digyna*, *Claytonia arctica*, *Carex lugens*, *Polemonium boreale* перегиб световых кривых с последующим выходом на плато намечается при освещенности не менее 60 клк. У тундровых кустарничков *Dryas punctata*, *Salix glauca*, *S. phlebophylla*, а также у некоторых не требовательных к свету травянистых многолетников (*Saxifraga hirculus*, *Artemisia borealis*, *Allium schoenoprasum*) ПИФ насыщается при 25—40 клк.

Итак, несмотря на сходство светового режима местообитаний и малоярусность тундровых фитоценозов, а также сравнительную простоту их вертикальной структуры, растения этого района Арктики имеют разную световую зависимость ПИФ.

Содержание зеленых пигментов у изученных растений меняется в пределах от 2.5 до 10.5 мг на 1 сухой массы или от 0.5 до 2.9 мг на 1 г сырой массы. Количество хлорофиллов в единице площади листа колеблется в диапазоне от 1.7 до 8.3 $мг \cdot дм^{-2}$ (табл. 1). Таким образом, при всех способах расчета, выбранных нами, различия между крайними величинами хлорофиллов оказались 4—6-кратными. Наименьшим содержанием зеленых пигментов при всех способах расчета отличаются *Saxifraga platysepala* и *Allium schoenoprasum*, наибольшим в единице сырой массы — *Carex lugens*. Основная группа изученных растений имеет в листьях невысокое и довольно выровненное содержание хлорофиллов.

Полученные нами данные оказались близки полученным для растений арктических и альпийских тундр Северной Америки (Tieszen, 1970, 1973), а также для представителей горно-тундрового пояса Хибин (Лукьянова и др., 1986).

При сравнении количества хлорофилла у растений Заполярья и умеренной зоны (Любименко, 1916) складывается впечатление, что с продвижением на север оно снижается. Содержание зеленых пигментов в единице массы листа у арктических популяций на п-ове Таймыр ниже, чем у растений тех же видов в Ленинградской обл. (Попова и др., 1984а). Однако, по данным Г. А. Корнюшенко (1986), у ряда полизональных видов содержание хлорофиллов при расчете на единицу массы в Хибинах и Ленинградской обл. примерно одинаково, а при расчете его на единицу площади листа выше у тундровых растений.

Снижение количества хлорофиллов в листьях при продвижении на север может быть следствием суровых эдафических и температурных условий, а также специфического светового режима. Низкое содержание усвояемого азота в почвах тундровой зоны может существенно ограничивать биосинтез хлорофиллов. Известно, что при повышении обеспеченности почв доступным азотом концентрация хлорофиллов в листьях резко возрастает (Hunt et al., 1985; Engel et al., 1986). Возможно, что в условиях тундр о-ва Врангеля биосинтез хлорофиллов ограничивается также низкими температурами. И. М. Кислюк и М. Д. Васьковский (1981) показали, что количество хлорофиллов в единице массы листа возрастает у двух видов растений о-ва Врангеля в результате выдерживания их в камере при более высокой, чем в естественных условиях, температуре среды.

Хотя содержание хлорофиллов у растений в естественных условиях арктической тундры может не достигать тех максимальных значений, которые возможны у этих видов, оно не является, видимо, фактором, ограничивающим фотосинтез при оптимальном сочетании света и температуры.

Сведения о максимальной ПИФ ($ПИФ_{макс}$), выбранные нами из массовых суточных и дневных измерений в поле во все основные фазы развития, приводятся в табл. 1. Согласно представлениям, развитым О. В. Заленским (1977), $ПИФ_{макс}$, обнаруженная таким способом, является важной характеристикой вида и демонстрирует потенциальные, генетически закрепленные возможности ассимиляционного аппарата. Максимальная ПИФ варьирует у растений о-ва Врангеля от 40 до 160 мг CO_2 $г^{-1} \cdot ч^{-1}$, что сравнимо с диапазоном, полученным для других

ТАБЛИЦА 1

Изученные характеристики фотосинтетического аппарата растений о-ва Врангеля

№ по порядку	Вид	Хлорофиллы (а + б), мг на 1 г массы			Каротиноиды, мг на 1 г массы			Хлорофиллы */каротиноиды	ПИФ$_{макс}$, мг СО$_2$ г$^{-1}$ · ч$^{-1}$	ФСЕ, число молекул	Плато световых кривых ПИФ, клк
		сухой	сырой	1 дм^2	сухой	сырой	1 дм^2				
1	*Astragalus umbellatus* Bunge	10.5	2.1	6.7	2.3	0.51	1.3	4.1	164	141	90**
2	*Papaver radicatum* Rottb.	8.7	1.7	8.3	2.0	0.37	1.2	4.5	125	154	90**
3	*Alopecurus alpinus* Smith	8.7	2.2	5.2	1.7	0.46	0.9	4.8	130 (98)	148	60
4	*Artemisia furcata* Bieb.	8.6	2.0	8.1	—	—	—	—	(88)	—	90**
5	*Polemonium boreale* Adams	8.6	1.6	5.9	1.4	0.31	1.1	5.2	130	146	90**
6	*Saussurea tilesii* Ledeb.	8.4	1.5	5.6	1.9	0.32	1.3	4.7	155	119	90**
7	*Astragalus alpinus* subsp. *arcticus* (Bunge) Hult.	8.3	1.8	3.8	2.1	0.41	0.82	4.4	118	155	—
8	*Valeriana capitata* Pall.	8.2	1.2	4.1	—	—	—	—	—	—	—
9	*Claytonia arctica* Adams	8.0	1.3	—	1.3	0.13	—	10.0	105	168	60
10	*Rhodiola borealis* Boriss.	7.7	0.6	3.2	—	—	—	—	132	129	90**
11	*Lagotis minor* (Willd.) Standl.	7.5	1.4	6.9	1.6	0.30	1.5	4.7	114	145	90**
12	*Oxyria digyna* (L.) Hill.	7.5	1.1	3.9	—	—	—	—	109	152	90**
13	*Carex lugens* Holm.	7.5	2.9	7.7	1.8	0.64	1.0	4.5	98	160	60—70
14	*Nardosmia frigida* (L.) Hook.	7.3	1.4	4.6	1.5	0.32	0.9	4.4	101	169	40—50
15	*Primula tschuktschorum* Kjellm.	7.2	1.1	4.6	—	—	—	—	120	133	90**
16	*Pedicularis sudetica* Willd.	7.0	1.3	4.7	1.1	0.26	1.6	5.0	93	166	60—50
17	*Ranunculus sulphureus* Soland.	6.9	1.5	4.6	1.8	0.29	1.2	5.2	89	171	—
18	*Polygonum viviparum* L.	6.8	1.5	4.5	1.5	0.34	1.0	4.4	—	—	—
19	*Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge	6.5	1.7	4.0	1.3	0.26	0.9	6.5	74	194	—
20	*Salix glauca* L.	6.5	2.4	6.0	1.4	0.38	1.0	6.3	83	173	50—60
21	*Saxifraga hirculus* L.	5.7	1.2	5.3	1.2	0.23	—	5.2	60	237	30
22	*Artemisia borealis* Pall.	5.2	1.1	3.1	1.3	0.26	1.0	4.2	57	218	40—60
23	*Allium schoenoprasum* L.	5.1	1.2	2.2	1.9	0.34	0.82	3.5	39	289	25
24	*Dryas punctata* Juz.	4.4	1.8	5.7	2.3	0.40	1.6	4.5	46	211	40
25	*Saxifraga platysepala* (Trautv.) Tolm.	2.5	0.5	1.7	—	—	—	—	—	—	—

* Отношение хлорофиллов (а+б) к каротиноидам рассчитано по их содержанию в единице сырой массы.

** Световые кривые ПИФ не имеют плато насыщения при освещенности 90 клк.

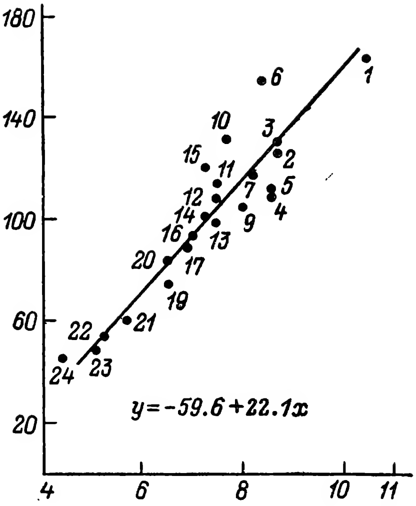


Рис. 2. Связь максимальной величины потенциальной интенсивности фотосинтеза ($ПИФ_{макс}$) с наибольшим содержанием хлорофиллов в листьях растений разных видов на о-ве Врангеля.

По оси абсцисс: концентрация хлорофилла, мг·г$^{-1}$; по оси ординат: $ПИФ_{макс}$, мг CO_2 г$^{-1}$·ч$^{-1}$. Цифры на рисунке соответствуют порядковым номерам в табл. 1.

природных зон (Заленский, 1977). Это свидетельствует о наличии во флоре острова видов с разными потенциальными возможностями усвоения CO_2.

В табл. 1 приводятся также данные о содержании и соотношении пигментов, максимальной ПИФ, а также расчетные величины ФСЕ. Все виды расположены в порядке убывания количества хлорофиллов в единице сухой массы. В последней графе указана освещенность, при которой ПИФ обнаруживает насыщение. Нетрудно заметить, что растения, имеющие больше хлорофиллов в единице сухой массы, характеризуются, как правило, более высокими величинами ПИФ и высоким уровнем насыщения фотосинтеза светом.

В противоположность этому такие виды, как *Saxifraga hirculus*, *Artemisia borealis*, *Allium schoenoprasum*, *Dryas punctata*, при низкой обеспеченности зелеными пигментами обнаруживают низкие величины $ПИФ_{макс}$ и четко выраженное плато на световых кривых ПИФ при освещенности, превышающей лишь 30—50 клк (рис. 1).

ТАБЛИЦА 2

Соотношение хлорофиллов а и б у некоторых растений о-ва Врангеля

Вид	а/б
Polemonium boreale	3.5
Alopecurus alpinus	3.3
Pedicularis sudetica	3.4
Artemisia borealis	2.5
Allium schoenoprasum	2.7

Сопоставление максимальных величин содержания хлорофиллов в листьях растений разных видов представлено на рис. 2. Коэффициент корреляции между этими характеристиками ассимиляционного аппарата оказался весьма высоким (r=0.9). Ранее подобное сопоставление было выполнено Н. Н. Слемневым (1986) для нескольких десятков видов пустынных и степных растений Монголии, где также прослеживается тесная взаимосвязь между этими показателями (r=0.8).

Таким образом, в экстремальных условиях аридных пустынь и высокоширотных арктических тундр обнаружена зависимость между содержанием хлорофилла в ассимилирующих органах и их максимальной ПИФ.

В табл. 2 приведены соотношения хлорофиллов а и б в листьях у некоторых растений о-ва Врангеля. Эти величины лежат в тех обычных пределах, которые указываются как для арктических растений (Tieszen, 1970, 1973), так и для представителей других природных зон (Горышина, 1988). Тем не менее можно заметить, что виды с разными параметрами световых кривых ПИФ отличаются также и по соотношению хлорофиллов а и б. Так, *Allium schoenoprasum* и *Artemisia borealis*, у которых ПИФ насыщается при более низкой освещенности по сравнению с *Polemonium boreale* и *Alopecurus alpinus*, имеют отношение хлорофиллов а/б ниже. В свете современных представлений относительно бо́льшая доля хлорофилла б у первых двух видов может быть связана с большой величиной светособирающего комплекса.

Общее содержание каротиноидов в листьях растений о-ва Врангеля довольно высокое: 1.1—2.3 мг на 1 г сухой массы или 0.23—0.64 мг на 1 г сырой массы, причем и по этим показателям различия между исследованными видами невелики. Наиболее богаты каротиноидами *Astragalus alpinus*, *A. umbellatus*, *Papaver radicatum*, *Saussurea tilesii*, *Carex lugens*, которые содержат также много хлорофиллов.

Однако отличительной чертой исследованных нами растений арктической тундры является не столько высокое содержание желтых пигментов, сколько величина соотношения хлорофиллов (а+б) к каротиноидам. Это соотношение очень мало колеблется (от 4 до 5) у разных видов. Только у крайне светолюбивых растений Памира, где зарегистрированы чрезвычайно высокие величины солнечной радиации, этот показатель имеет еще более низкие значения: 2—3 (Попова, 1958).

Попытаемся теперь подойти к оценке организации хлорофилла у изученных тундровых растений, при этом будем иметь в виду различия в параметрах световых кривых у разных видов.

По современным представлениям хлорофилл в хлоропластах организован в фотосинтетические единицы, представляющие собой комплекс молекул, участвующих в поглощении и передаче света в один реакционный центр (Говинджи, 1987). Считается, что светолюбивым видам и формам растений свойственны небольшие по объему ФСЕ, а тенелюбивым — ФСЕ с большим числом молекул хлорофилла (Лархер, 1978; Malkin, Fork, 1981). Среди имеющихся способов расчета ФСЕ нами был выбран как наиболее доступный для экологических работ метод Вилда (Grahl, Wild, 1972; Попова, 1979). Он основан на определении количества хлорофилла и интенсивности фотосинтеза, когда его скорость не лимитирована освещенностью и концентрацией CO_2. В наших расчетах мы базировались на величинах максимальной ПИФ. ФСЕ у растений о-ва Врангеля состоят из 130—290 молекул хлорофилла. У 85 % от общего числа исследованных растений размер ФСЕ не превышает 200 молекул (табл. 1). Следовательно, среди растений Арктики оказалось больше видов с относительно малыми размерами ФСЕ, чем среди растений пустынь Гоби и Каракумы (Попова и др., 1989).

Если сопоставить экспериментальные данные о световой зависимости ПИФ (рис. 1) с величинами ФСЕ (табл. 1), то оказывается, что самые мелкие размеры ФСЕ имеют наиболее светолюбивые объекты, у которых световые кривые ПИФ либо не выходят на плато, либо ПИФ насыщается светом не менее 60 клк. И наоборот, у видов с более низким плато насыщения световых кривых фотосинтеза размер ФСЕ больше.

При продвижении растений на север увеличивается их светолюбие. Действительно, большинство растений о-ва Врангеля по ряду признаков можно причислить к светолюбивым, о чем свидетельствуют и небольшой размер ФСЕ у большинства объектов, и сравнительно невысокое содержание хлорофилла при высокой относительной доле каротиноидов в пигментном комплексе. О светолюбии говорит и малая степень гранальности хлоропластов растений Крайнего Севера (Мирославов, Яковлева, 1983). Эти признаки, как правило, сочетаются с определенными параметрами световых кривых ПИФ, характерными для светолюбивых растений, прежде всего с отсутствием плато насыщения фотосинтеза. Одновременно у ряда исследованных кустарничков и некоторых травянистых многолетников отмечаются относительно низкие величины насыщающей ПИФ освещенности. Мы судили о межвидовых различиях в отношении фотосинтеза к свету по результатам определений световых кривых потенциального фотосинтеза. Данные, имеющиеся по наблюдаемому фотосинтезу арктических растений (Швецова, 1971; Герасименко, Заленский, 1973, 1982; Tieszen, 1973; Лукьянова и др., 1986), согласуются с нашими выводами.

Следует указать, что для фотосинтетического аппарата растений Заполярья характерна способность эффективно использовать свет низкой интенсивности. Об этом свидетельствуют большой угол наклона световых кривых фотосинтеза многих растений и сравнительно малая величина светового компенсационного пункта у многих из числа исследованных в Арктике видов (Tieszen, 1973; Hartgerink, Mayo, 1976; Герасименко, Заленский, 1982). Следовательно, для ряда представителей арктической флоры, которая, как известно, вобрала в себя пришельцев разного геологического возраста, правильнее говорить не столько о светолюбии, сколько о сочетании признаков светолюбия и теневыносливости. Это подтверждается результатами изучения структуры ассимиляционного аппарата. По сообщению Е. А. Мирославова, у полизональных видов, исследованных на о-ве Врангеля и Западном Таймыре, обнаружено более низкое число тилакоидов в гранах по сравнению с растениями тех же видов, произрастающих в Ленинградской обл. В то же время у арктических популяций хлоропласты крупнее. Если первый признак говорит о светолюбии, то второй указывает на приспособленность к слабому свету.

Приведенный материал позволяет считать, что в современных условиях Арктики не выработался единый тип фотосинтетического аппарата. Основные характерные черты ассимиляционного аппарата у каждого вида, видимо, наследственно определены и отражают комплекс тех условий, в которых шло его формирование. Многие обитатели о-ва Врангеля — выходцы с гор Восточной Сибири и Северо-Востока Евразии, а также с Гималаев. Такая особенность изученных нами растений о-ва Врангеля, как относительно высокая доля каротиноидов в пигментном комплексе, сближает их с высокогорными растениями Памира. Невысокое содержание зеленых пигментов характерно для арктических растений так же, как и для обитателей изученных экстремальных биомов с сообществами, занимающими открытые пространства (Попова, 1958; Попова и др., 1984б).

Вместе с тем наше исследование показало, что далеко не все виды растений о-ва Врангеля проявляют только признаки светолюбия. У ряда растений-гипоарктиков и одного бореального вида наряду с невысоким содержанием в листьях хлорофилла (признак светолюбия) наблюдается низкий уровень насыщения фотосинтеза светом. Среди арктоальпийцев можно встретить виды с разными характеристиками световых кривых. Такую дифференциацию как по интенсивности фотосинтеза, так и по реакции на световой фактор можно рассматривать в качестве отражения разной жизненной стратегии у растений, которые разными путями адаптируются к условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л.: Наука, 1964. 120 с. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о-ва Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1655—1666. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Особенности ассимиляционной деятельности растений в экосистемах тундровой зоны // Пространственная структура экосистем. Л.: ВГО, 1982. С. 128—143. — *Герасименко Т. В., Китсинг Л. И.* Зависимость фотосинтеза некоторых растений о-ва Врангеля от интенсивности освещения // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 3. С. 377—386. — *Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М., Гаген Т. К.* Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о-ва Врангеля в течение их вегетации // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1085—1102. — *Говинджи.* Фотосинтез. М.: Мир, 1987. Т. 1. 727 с. — *Горышина Т. К.* Содержание хлорофилла в хлоропласте в связи с экологическими условиями // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 547—553. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 12. С. 1710—1720. — *Кислюк И. М., Шейнина Г. А.* Исследование фотосинтеза травянистых растений Арктики и таежной зоны (с применением полиномиальной регрессии) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 169—178. — *Китсинг Л. И., Королева Т. М., Петровский В. В.* Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерса о-ва Врангеля // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 11. С. 1002—1012. — *Корнюшенко Г. Г.* Сравнительное изучение содержания пигментов у полизональных видов растений горной тундры Хибин и Ленинградской области // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1986. С. 71—72. — *Корнюшенко Г. А.*, *Сапожников Д. И.* Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВИР, 1969. С. 181—196. — *Лархер В.* Экология растений. М: Мир, 1978. 384 с. — *Ледяйкина Н. А.* Сравнительная характеристика углекислотного газообмена ассимилирующих органов растений пустыни и тундры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1987. 16 с. — *Лукьянова Л. М.*, *Локтева Т. Н.*, *Булычева Т. М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты, 1986. 127 с. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. Петроград, 1916. 274 с. — *Мирославов Е. А.*, *Яковлева О. В.* Структура хлоропластов мезофилла некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Экология. 1983. № 6. С. 23—29. — *Назаров С. К.* Фотосинтез растений острова Вайгач. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Казань, 1977. 20 с. — *Попова И. А.* О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 11. С. 1550—1561. — *Попова И. А.* О вариабельности величины фотосинтетической единицы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1474—1478. — *Попова И. А.*, *Маслова Т. Г.*, *Попова О. Ф.* Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 144—179. — *Попова О. Ф.*, *Попова И. А.*, *Матвеева Н. В.*, *Маслова Т. Г.* Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин : Изд-во АН ЭССР, 1984а. С. 145—150. — *Попова О. Ф.*, *Слемнев Н. Н.*, *Попова И. А.*, *Маслова Т. Г.* Содержание пигментов пластид у растений пустыней Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1984б. Т. 69, № 3. С. 334—343. — *Слемнев Н. Н.* Фитоценотические аспекты фотосинтетической деятельности растений (на примере степных растений Восточного Хангая) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 460—472. — *Слемнев Н. Н.*, *Болд Д.*, *Заленский О. В.* Зависимость фотосинтеза растений Северной Гоби от интенсивности солнечной радиации // Проблемы освоения пустынь. 1978. № 1. С. 70—78. — *Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с. — *Черниговский Н. Г.*, *Маршунова М. С.* Климат Советской Арктики. Радиационный режим. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 197 с. — *Швецова В. М.* Интенсивность фотосинтеза некоторых растений зап. Таймыра. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1971. 24 с. — *Юрцев Б. А.* Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., Межвуз. сб., 1986. С. 9—23. — *Egle K.* Menge und Verhältnis der Pigmente // Handbuch der Pflanzenphysiologie. 1960. Bd 5, Hf 1. S. 444—454. — *Enger L.*, *Fock H.*, *Schnarrenberger C.* CO_2 and H_2O gas exchange of the high alpine plant *Oxyria digyna* (L.) Hill. Irradiance and temperature dependence // Photosynthetica. 1986. Vol. 20, N 3. P. 293—314. — *Grahl H.*, *Wild A.* Die Variabilität der Grosse der Photosyntheseeinheit bei Licht- und Schattenpflanzen // Z. Pflanzenphysiol. 1972. Bd 65, Hf 5. S. 710—718. — *Hartgerink A. P.*, *Mayo J. M.* Controlled enviroment studies on net assimilation and water relation of *Dryas integrifolia* // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54, N 16. P. 1884—1895. — *Hunt E. R.*, *Weber J. A.*, *Gates D. M.* Effects of nitrate application on *Amaranthus powellii* Wats. 111. Optimal allocation of leaf nitrogen for photosynthesis and stomatal conductance // Plant Physiol. 1985. Vol. 79, N 3. P. 619—624. — *Malkin S.*, *Fork D.* Photosynthetic units of sun and shade plants // Plant Physiol. 1981. Vol. 67, N 3. P. 580—583. — *Tieszen L. L.* Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses // Amer. Midl. Naturalist. 1970. Vol. 83, N 1. P. 238—253. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses : field light intensity and temperature responses // Arct. Alp. Res. 1973. Vol. 5, N 1. P. 239—251.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IV 1988.

SUMMARY

The greatest values of chlorophyll content of leaves and potential photosynthetic activity (PPA) in 25 species of flowering plants from the Wrangel island have been revealed in the course of repeated determinations (in different phenological phases). The light curves of PPA and the rated values of photosynthetic units (PSU) are given. The content of green pigments in plants of the Wrangel island is comparatively low (0.5—2.9 mg/g of fresh mass) and it differs slightly in different species, these characters being similar to that in other extreme biomes (deserts and

high-mountains). The fraction of carotenoids in pigment complex is high (0.23—0.64 mg/g of fresh mass) and the ratio of sums of chlorophylls (a+b) and carotenoids is especially high. The PSU value in the majority of species is about 200 molecules. In spite of comparative simplicity of tundra coenoses, the low number of their strata and the similarity of the light regime in their habitat, there are certain differences in PPA light curve parameters. These differences indicate that the modern environmental conditions have not worked out the united type of photosynthetic apparatus in arctic plants, who use various ways of adaptation to the polar light regime.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 : 551.781.5 (470.54)

К. П. Проскурин

ОБ ОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ДЕРЕВНИ ЧУНЬ-ЧЕЖ В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

K. P. PROSKURIN. ON OLIGOCENE FLORA OF THE CHUN-CHEJ VILLAGE IN THE SVERDLOVSK REGION

Сообщаются результаты изучения семенной флоры из местонахождения Чунь-Чеж, расположенного географически ближе к Уральскому хребту, чем уже известные близкие по составу олигоценовые флоры Белоярки, Антропово, Нижней Пристани, Васьково с западного борта Западно-Сибирской низменности. Даются изображения и описания семян и плодов некоторых интересных видов, изученных на сканирующем электронном микроскопе.

В 1983 г. в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР свердловским геологом В. П. Закожурниковым был прислан для исследования небольшой образец породы, извлеченный из разреза правого берега р. Тавды, в 7 км выше дер. Чунь-Чеж (25—30 км выше дер. Белоярки). Описание разреза дано по Закожурникову, с сокращениями (мощность, м).

Почва 0.0—0.2

Супесь бурая (аллювий) 0.2—1.0

Однообразная толща белых тонкозернистых кварцевых горизонтально-слоистых песков 1.0—15.0

Тонкоплитчатая коричневая глина с углефицированными растительными остатками (образец взят здесь) 15.0—20.0

После лабораторной обработки из породы выделены остатки следующих растений (расположены по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980)): *Braseniella nymphaeoides* (Dorof.) Dorof. — 6 семян; *Nymphaeaceae* gen. indet. — 2 семени; *Humularia reticulata* (Dorof.) Dorof. — 4 семени; *Betula* ex gr. *apoda* P. A. Nikit. — 20 плодов; *Tubela tavdensis* Dorof. — 5 плодов; *Aldrovanda sobolevii* Dorof. — 2 семени, несколько обломков; *Decodon* cf. *tavdensis* Dorof. — 1 семя; *Diclidocarya sibirica* P. A. Nikit. — 1 семя; *Punica natans* (P. A. Nikit.) Mai — 3 семени; *Euodia nitida* (P. A. Nikit.) Mai — 3 семени; *Cephalanthus* sp. — 2 плода; *Menyanthes minima* Dorof. — много семян; *Sambucus lucida* Dorof. — 3 семени; *Butomus* sp. — 1 обломок семени; *Sagisma tavdensis* Dorof. — 10 плодов, обломки; *Stratiotes websteri* (Br.) Zinndorf — 1 обломок плода; «*Najas*» *tavdensis* Dorof. — 5 семян, несколько обломков; *Potamogeton semirotundatus* Dorof. — более 50 эндокарпов; *Typha tavdensis* Dorof. — 5 тегменов; *T.* cf. *maxima* Dorof. — 1 тегмен; *Epipremnum uralense* Dorof. — более 50 семян; *Carpolithus* sp. — 2 семени.

Небольшая флора с малым количеством древесно-кустарниковых растений (только *Betula*, *Tubela*, *Sambucus*, *Cephalanthus*, может быть, *Humularia*). В очень схожих по составу и близких по возрасту и географическому положению западносибирских семенных флорах Белоярки, Антропово, Нижней Пристани, Васьково (Дорофеев, 1958, 1963, 1968) выявлено немало таксодиевых и других древесных пород (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Pseudo-*

larix, *Pinus*, *Salix*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Tilia*, *Nyssa*, *Cornus* и др.), отсутствующих в данном комплексе. Но это скорее случайность. Особенности рельефа Зауралья в олигоценовое время определили довольно однообразный растительный покров без резких различий между пойменной (и долинной) флорой и флорами водоразделов, поэтому чунь-чежскую семенную флору можно уверенно отнести к лесным, но недовыявленного состава. Отчасти это могло быть связано с формированием тафоценоза в спокойном водоеме при слабом привносе растительного материала с плакоров.

Большинство травянистых растений является водно-болотными формами, в том числе выделяется очень архаичная нимфееобразная *Braseniella nymphaeoides*, а также древние *Sagisma tavdensis*, *Stratiotes websteri*, *Menyanthes minima*, какой-то вымерший род и вид из сем. *Hydrocharitaceae* (=«*Najas*» *tavdensis*). Для семенной флоры Чунь-Чежа, как и для каждой из ныне известных семенных флор с р. Тавды, отмечается в качестве характерного отличия, хотя и не очень яркого, наличие в почти равных долях как восточноазиатского (*Epipremnum*), так и американского элементов (*Decodon*, *Cephalanthus*). На видовом, а в большинстве случаев и на родовом уровне найденные формы совершенно чужды современной сибирской и уральской флоре — это *Braseniella*, *Tubela*, *Humularia*, *Decodon*, *Diclidocarya*, *Cephalanthus*, *Sagisma*, *Epipremnum*, которые свойственны олигоценовым лесным формациям средних широт. Некоторые виды (*Carpolithus natans*, *C. nitidus*, *Diclidocarya sibirica*), общие для семенных флор Чунь-Чежа и Лагерного Сада под Томском (аквитанского возраста), сближают их. Кроме того, часть травянистых (*Butomus*, *Epipremnum uralense*, *Menyanthes minima*) и древесно-кустарниковых растений (*Betula apoda*, *Sambucus lucida*, *Cephalanthus*) известны также и в миоцене как наследие олигоценовой эпохи. Все это допускает предположение о позднеолигоценовом возрасте семенной флоры Чунь-Чежа.

Ниже приводятся описания нескольких интересных видов, диаспоры которых у нас впервые исследованы на сканирующем электронном микроскопе (SEM Jeol-35m):

Braseniella nymphaeoides (табл. I, *1*, *2*) — семена 1.6—4.1×0.7—2.6 мм, продолговато-эллиптические, тонкостенные. Крышечка (эмбриотега) маленькая (часто утрачена), усеченно-коническая, слегка косая. Кожура тонкая, измятая, образована невысокими столбчатыми клетками. Поверхность черновато-коричневая, тускло-блестящая, сложена мелкими многолопастными клетками, ориентированными поперек семени и образующими ряды у крышечки, а в середине и у основания — беспорядочно. Середины клеток выпуклые и увенчаны цилиндрическими сосочками.

Очень архаичный вид вымершего рода, описанного из олигоценовых отложений дер. Белоярки на р. Тавде. Выделен из рода *Brasenia* (Дорофеев, 1974), но клетки поверхности *Braseniella* многолопастные, в продольных рядах, в междурядьях волоски (как показало изучение этих образований на сканирующем микроскопе, они представляют собой тонкие цилиндрические сосочки), но наиболее существенны анатомические различия: у *Brasenia* клетки эпидермы высокие, столбчатые, регулярные, а у *Braseniella* эпидерма из низких нерегулярных широких клеток. В роде 3 вида (*B. nymphaeoides* (Dorof.) Dorof., *B. dusembaica* Dorof., *B. rotundata* (Dorof.) Dorof.), известных только из олигоцена Казахстана, Зауралья и Западной Сибири.

Humularia reticulata (табл. I, *3*, *4*) — семена (эндокарпы) длиной 0.7—1.3×0.65—1.1 мм, чаще овальные, иногда почти круглые, внизу расширенные, с остатками сухого кожистого эпикарпия. Придаток наверху хорошо выражен, с бугорком микропиле. Ячейки поверхности средней величины, более или менее одинаковой величины, при большом увеличении видно, что они сложены еще более мелкими клетками с тонкими извилистыми стенками, образующими иногда петли. Цвет черный, с матовым отливом.

Вид вымершего рода, выделенного П. И. Дорофеевым (1982) по эндокарпам, морфологически близким к роду *Humulus* L., но в общем плане они также сходны с эндокарпами из семейств *Ulmaceae* и *Moraceae*. Систематическое положение рода остается неясным. В роде 2 вида — *Humularia tymensis* Dorof. и *H. reticulata*, все находки которых приурочены к олигоценовым отложениям Западной Сибири и Зауралья, откуда они были впервые описаны (Дорофеев, 1958, 1963).

Diclidocarya sibirica (табл. I, *5*, *6*) — семя 0.9×0.74 мм, мелковатое, вероятно, незрелое, неправильнотрапециевидное, с волнистым контуром. Спинка слабовыпуклая с полуразрушенной створкой. Брюшная сторона плоская, шов заметный, но не разошедшийся в виде щели. Стенки толстые, деревянистые, поверхность шероховатая от мелких беспорядочных валиков. Цвет черно-коричневый.

Очень архаичный вид, принадлежащий формальному роду, описанному E. M. Reid (1927) из бурых углей Германии (ФРГ) и относящемуся к сем. *Lythraceae*. Семена близки по строению семенам современного рода *Decodon* (позднее были найдены и плоды). Семена очень изменчивы, причем сибирские виды отличаются от европейских чуть большей величиной, неправильной формой и значительной шириной. Приурочены в Сибири к олигоцену, в Европе известны до миоцена (Дорофеев, 1963).

Sagisma tavdensis (табл. I, *7*, *8*) — семена 1.1—2.7×0.66—1.5 мм, продолговатые, вверху расширяющиеся, прямые, реже слабосогнутые, при фоссилизации сплющенные до плоских. Тонкий проводящий пучок на брюшной стороне доходит почти до основания, но часто оторван, в этом случае семена приоткрыты вдоль брюшной стороны. Поверхность шероховатая из-за беспорядочно разбросанных ячеек неправильной формы (клетки с невысокими стенками), которые более отчетливы у верхушки и основания. Цвет черно-коричневый, иногда сохраняются обрывки черного перикарпия.

Вид формального рода, описанного из Западной Сибири (Никитин, 1965) в составе одного вида *Sagisma turgida* P. A. Nikit. Ископаемые соединяют в себе признаки семян нескольких родов *Alismataceae* (*Caldesia*, *Alisma*, *Echinodorus*, *Sagittaria*). Позднее (Дорофеев, 1963) сюда был добавлен еще один вид — *S. tavdensis*, но Дорофеев считает (l. c.: 107), что род *Sagisma*, возможно, современный, близкий к виду *Limnophyton obtusifolius* (L.) Miq. Представители рода известны пока только из олигоцена Зауралья и Западной Сибири.

Tubela tavdensis (табл. II, *1*) — плоды 1.8—2.7×1.3—1.8 мм, мельче типичных, в общем эллиптические (от почти круглых до ромбовидных), тонкие, но довольно крепкие. Верхушка клиновидная, оттянутая, иногда острая. Основание клиновидное, иногда также оттянутое, срезанное горизонтально или выемчатое; маленький округлый рубчик смещен набок. Бока уплощенные. Эпикарпий тонкий, кожистый, темно-коричневый, тускло-блестящий, местами слущившийся. Крылья узкие, кожистые.

Тип этого интересного рода — *T. baltica* Dorof. — происходит из олигоцена Отрадного в Калининградской обл. В роде 18 видов. Своеобразие рода в его плодах, сложно комбинирующих признаки современных родов *Betula*, *Alnus*, частично *Duschekia*. Скорее это сборный род (Дорофеев, 1982), более характерный для Сибири. *T. tavdensis* — очень своеобразный вид из нижних горизонтов западносибирского олигоцена. По плодам вид сходен с вымершими *Betula* типа *B. longisquamosa* Maedl. и известен пока только из Зауралья и Западной Сибири.

«*Najas*» *tavdensis* (табл. II, *2*, *3*) — семена 1.6—2.8×0.7—1.1 мм, мельче типичных, продолговато-овальные, изломанные, основание и верхушка закруглены. От халазы идет нетолстый шов, по которому семя иногда надтреснуто. Кожура средней толщины. Внешняя поверхность черно-коричневая, ячеисто-морщинистая; ячейки на верхушке мелкие, округлые или угловатые, расположены беспорядочно. В средней части семени ячейки вытянуты и сложены в правильные продольные ряды. Нижняя часть слабоморщинистая, так как стенки ячеек утолщены здесь неравномерно в бугорки, которые срастаются основаниями и образуют зигзагообразную поперечную морщинистость.

Дорофеев отмечал (1963 : 57), что этот вид «морфологически очень тяготеет к сем. *Hydrocharitaceae*», но в первоописании никак не развил эту мысль. В 1986 г. В. П. Никитин указал мне при встрече, что семена, относимые к «*Najas*» *tavdensis*, на самом деле не относятся к наядам, а представляют собой какой-то особый подрод или секцию рода *Stratiotes* из сем. *Hydrocharitaceae*. Вполне вероятно, что это даже самостоятельный род из того же семейства. Семена наяд веретеновидные, мелкие, узкие (только у *Najas marina* L. семена сравнимы по размеру с «*N.*» *tavdensis*), с правильными по всей поверхности мелкими клетками в продольных или поперечных рядах, а совокупность признаков «*N.*» *tavdensis* не имеет аналогов среди семян современных видов *Najas*. Характерная ячеистость поверхности, переходящая у полюсов в неравномерную морщинистость, притупленные концы семян и большие размеры сближают их с семенами рода *Stratiotes* (крайне интересно было бы сравнить их анатомическое строение). По Никитину, «*N.*» *tavdensis* не поднимается выше рюпеля, в позднем олигоцене наяд тоже еще нет, лишь в конце миоцена—начале плиоцена отмечается появление в семенных флорах настоящих наяд. Достоверные находки семян рода *Caulinia* (выделенного из рода *Najas*) появляются не ранее конца раннего миоцена.

Пока находки «*Najas*» *tavdensis* известны только из олигоцена Зауралья и Западной Сибири.

Potamogeton semirotundatus (табл. II, *4—6*) — эндокарпы 1.1—2.3×0.9—1.8 мм, полукруглые, плоские, тонкостенные. Брюшко прямое или вогнутое, реже слабовыпуклое. Спинка полукруглая со створкой, доходящей до столбика. Обычно створка гладкая, изредка на ней размещается невысокий вырост в виде малозаметного гребня. Ножки нет. Столбик маленький, верхушечный. Бока плоские с дуговидным отверстием в середине, от которого отходит впадина, образованная рыхлой, легко разрушающейся тканью, обнаруживая сквозное отверстие. Стенки тонкие, измятые. Цвет эндокарпов черно-коричневый.

Вымерший вид, описанный из олигоценовых отложений с. Антропово на р. Тавде (Дорофеев, 1963). Дорофеев отмечает, что сходных плодов среди современных видов ему не попадалось — эндокарпы *P. semirotundatus* очень характерны. Годом раньше был описан очень любопытный вид *P. laceratus* V. Nikitin (Никитин, 1962) из нижне-среднеолигоценовых отложений Омской обл., с которым почти идентичен *P. semirotundatus*. Никитин отмечает (l. c.: 214), что «мы не вполне уверены в том, что *P. laceratus* является естественным видом; не исключено, что он объединяет несколько видов, значительное сходство которых объясняется постфоссильным изменением их эндокарпов». Если провести специальное исследование и доказать полную идентичность этих двух видов, то название *P. laceratus* следовало бы считать приоритетным, но такая работа авторами видов не проведена. В монографии «Ископаемые *Potamogeton*» Дорофеев (1986) приводит только *P. semirotundatus*. Я принял название *P. semirotundatus* потому, что моя находка географически ближе к местонахождению голотипа и идентична последнему, а *P. laceratus*, может быть, является близким видом.

Epipremnum uralense (табл. II, *7*, *8*) — семена 1.42—3.1×0.92—2.2 мм (с «крючком»), крючковидные, изогнутые. Трубчатая верхушка оттянута, часто с перетяжками, отчего спинка семени горбится. Поверхность ровная, местами ячеистая, тонкоштриховатая, при большом увеличении видны мельчайшие беспорядочно расположенные углубления овальной формы.

Очень характерные, легкоузнаваемые семена, принадлежащие вымершему виду, обычному для раннеолигоценовых флор Зауралья. Близок к виду *E. or-*

natum Reid et Chandler, известному из олигоцена и миоцена Европы и Сибири, но семена последнего крупнее, толще и обильнее украшены ямками.

В заключение сердечно благодарю палеокарполога В. П. Никитина (Новосибирск) за просмотр рукописи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П. И. Новые данные об олигоценовой флоре дер. Белоярки на р. Тавде в Западной Сибири // ДАН СССР. 1958. Т. 123, № 3. С. 543—545. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с. — *Дорофеев П. И.* Об олигоценовой флоре Зауралья // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 111—119. — *Дорофеев П. И. Cabombaceae.* Виды, установленные по семенам // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 52—62. — *Дорофеев П. И. Betulaceae.* Виды, установленные по плодам // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 2. С. 128—162. — *Дорофеев П. И.* Ископаемые *Potamogeton.* Л.: Наука, 1986. 136 с. — *Никитин В. П.* Некоторые новые виды рода *Potamogeton* L. // Новые данные по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири. Материалы по геологии Западной Сибири. Томск.: Изд-во Том. ун-та, 1962. Вып. 63. С. 208—215. — *Никитин П. А.* Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1965. 119 с. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // The Botanical Review. 1980. Vol. 46, N 3. P. 225—359.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 IX 1988.

УДК 581.49+581.821 : 582.542.1.08

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

Т. С. Николаевская

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЦВЕТКОВЫХ ЧЕШУЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

T. S. NIKOLAEVSKAYA. EPIDERMIS STRUCTURE OF BRACTS IN GRASS FLORETS UNDER SCANNING ELECTRON MICROSCOPE

Морфологическая структура абаксиальной и адаксиальной поверхностей цветковых чешуй трех видов злаков: *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Dactylis glomerata* — изучена в световом и сканирующем электронном микроскопах. Установлены морфологическая специфичность и разнообразие, внутри- и межвидовые различия клеточных структур, входящих в эпидермальную систему. Показаны морфологические отличия в строении эпидермы верхней, средней, нижней и краевых частей чешуй, зависящие от локализации специализированных клеток и связанные с характером функциональной деятельности цветковых чешуй.

Эпидерма различных органов растений (листа, стебля, частей цветка, плода, корня) является пограничной поверхностью между физической средой обитания (воздух, почва, вода) и внутренней средой самого растения. Вследствие этого она представляет собой сложную неоднородную и специфическую структуру, которая в полной мере отражает полифункциональную, метаболически высокоактивную деятельность составляющей ее системы элементов (Петрова, 1958; Мирославов, 1970; Juniper, Cox, 1973; Johnson, 1975; Анели, 1976).

С внедрением электронного микроскопа появились работы, позволяющие изучить тонкую структуру основных и специализированных клеток эпидермы. Выявлено, что помимо защитной роли, регуляции газообмена и транспирации, клетки эпидермы злаков могут выполнять выделительную функцию, принимать участие в водном, солевом и энергетическом обмене растения (Мирославов, 1963, 1974; Кравкина, Мирославов, 1969; Джунипер, Джеффри, 1986). В составе эпидермальной ткани цветковых чешуй злаков различаются много типов клеток, специализированных в функциональном отношении. Это — трихомы, окремневшие клетки, парные клетки, окремнелые бугорки, микробугорки (Kaufman et al., 1970; Петрова, 1975; Петрова и др., 1983).

Изучение цветковых чешуй в сканирующем электронном микроскопе (скане) позволяет выявить микроструктуры, присущие только этим органам и не обнаруживаемые в световом микроскопе, а также уточнить таксономические связи и филогенетические отношения различных видов семейства злаков на основе структурных особенностей эпидермы. Так, своеобразные признаки строения верхних участков цветковых чешуй обнаружены у видов родов *Dichanthelium*, *Panicum*, *Echinochloa* (Clark, Gould, 1975). Для цветковых чешуй *Phyllostachys bambusoides* установлены определенные закономерности в локализации специализированных клеток эпидермы (Петрова, 1975). Изучены морфологические различия представителей 7 родов подтриб *Aristaveninae*, *Airinae* с обсуждением на основе этого исследования эволюционных тенденций внутри подтриб (Albers, 1976). Подобная работа проделана и по роду *Digitaria* (Kok, 1978). Показано филогенетическое значение признаков структуры поверхности эпидермы нижних цветковых чешуй при изучении ископаемых и ныне живущих злаков (Thomasson, 1978). В ряде работ широко обсуждается таксономическое значение признаков эпидермы нижних цветковых чешуй (Scholz, 1974; Shaw, Smeins, 1981; Vignal, 1984), составлен таксономический ключ для определения видов в родах *Zizania* (Terrell, Wergin, 1981), *Stipa* (Thomasson, 1981), *Chloris* (Gautam, Charma, 1981). С помощью скана довольно подробно изучен характер отложения и распределения воска на поверхности как цветковых чешуй, так и листа (Мирославов, Жигар, 1973; Baum, Hadland, 1973, 1975; Tulloch, 1981). Особенности локализации и функции кремния в листе, чешуях и других органах исследованы у значительного числа видов злаков (Soni et al., 1972; Kaufman et al., 1972; Hayward, Winn Parry, 1973, 1980; Winn Parry, Hodson, 1982, и др.).

Краткий обзор работ, посвященных микроморфологии цветковых чешуй, показывает, что почти не изучены с помощью сканирующего ЭМ многие представители фестукоидных злаков, хотя морфологические отличия их от нефестукоидных очень значительны (Johnston, Watson, 1976). В большинстве работ обсуждается структура эпидермы видов, произрастающих в южных широтах и не встречающихся в северных регионах. Мало обсуждается функционально-морфологическая значимость различий в структуре эпидермы разных частей чешуи.

В задачу нашего исследования входило изучение методами световой и сканирующей электронной микроскопии структуры основных и специализированных клеток эпидермы, а также количественного распределения различных типов клеток на абаксиальной и адаксиальной поверхностях цветковых чешуй у трех близкородственных видов фестукоидных злаков — *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Dactylis glomerata* L.

Материал и методика

Цветковые чешуи овсяницы луговой и красной, ежи сборной были взяты в период цветения и зафиксированы в 70%-ном спирте. Для светового микроскопа подготавливали временные препараты в глицерине и просматривали на микроскопе МББ-1А. Подсчет плотности распределения всех типов клеток в различных частях чешуи проводили в 30 полях зрения микроскопа. Результаты статистической обработки данных (средняя арифметическая и ошибка средней) представлены в таблице. Для исследования на сканирующем электронном микроскопе цветковые чешуи после фиксации подсушивали на фильтровальной бумаге и укрепляли с помощью клея на специальных металлических столиках,

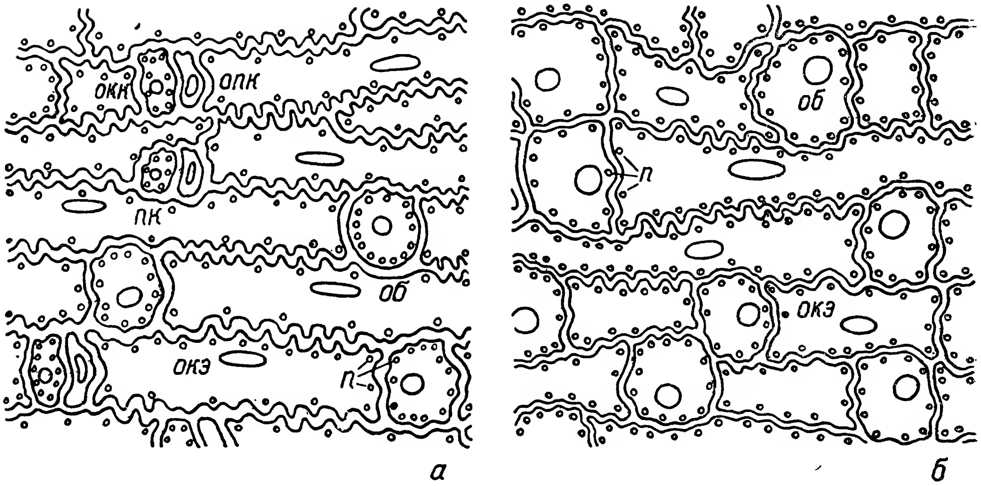


Рис. 1. Строение абаксиальной эпидермы верхней (*а*) и нижней (*б*) цветковых чешуй *Festuca pratensis* в световом микроскопе, ×140.

об — окремнелый бугорок, *окэ* — основная клетка эпидермы, *окк* — окремневшая и *опк* — опробковевшая клетки парного комплекса, *п* — поры, *пк* — парные клетки.

а затем напыляли золотом. Препараты были просмотрены на сканирующем электронном микроскопе CWIK-SCAN с увеличением от ×250 до ×2000 в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Результаты и обсуждение

Анализ структуры абаксиальной (наружной) и адаксиальной (внутренней) поверхностей верхней и нижней цветковых чешуй показал, что у исследованных видов имеются все типы клеток, свойственные эпидерме листа и чешуй злаков (Мирославов, 1974; Петрова, 1975; Clark, Gould, 1975). Сюда относятся основные клетки эпидермы, парные клетки, окремнелые бугорки, клетки устьичного комплекса и трихомы (см. рисунок, *а*, *б*). Строение внутренней и наружной поверхностей цветковых чешуй у всех трех видов значительно различается.

Внутренняя эпидерма обеих чешуй довольно однообразна по структуре и содержит основные клетки эпидермы, редко расположенные устьица и иногда кроющие волоски, встречающиеся только у овсяницы красной. Основные клетки внутренней поверхности чешуй овсяницы луговой прозенхимные, с тонкими антиклинальными стенками,[1] приподнятыми над мелкобугристой тангенциальной поверхностью. Расположены они ровными рядами (табл. I, *3*, *4*). Клетки внутренней эпидермы нижней цветковой чешуи несколько крупнее, чем аналогичные клетки верхней чешуи. У овсяницы красной и ежи сборной основные клетки эпидермы также вытянутые, с довольно тонкими и прямыми антиклинальными оболочками. Наружная их поверхность гладкая, особенно у верхней цветковой чешуи, этим они отличаются от клеток, выстилающих внутреннюю эпидерму овсяницы луговой (табл. II, *2*, *4*). Устьица располагаются вдоль жилок — по одному ряду с каждой стороны. Они имеют типичное для злаков строение: две побочные клетки и две гантелевидные замыкающие клетки (табл. I, *3*, *4*). У верхней цветковой чешуи устьица слегка погружены в ткань эпидермы, а у нижней находятся на одном уровне с основными клетками, но имеют сильно приподнятые антиклинальные стенки, что связано с образованием на них кутикулярных валиков (Кочетова, Кочетов, 1982). Особых различий в строении устьиц между видами не обнаружено.

---

[1] Здесь и далее речь идет, конечно, об общей толщине оболочек двух соседних клеток. Поскольку поверхность их покрыта слоем кутикулы, то в сканирующем микроскопе невозможно морфологически точно выделить оболочку, принадлежащую только данной клетке.

Внутренняя эпидерма цветковых чешуй овсяницы красной отличается от таковой у других видов присутствием в ней кроющих волосков. Трихомы наиболее обильны вдоль жилок и по краям чешуи. Выделяются 3 типа волосков. В верхней части чешуи — длинные тонкие одноклеточные волоски, в средней и нижней частях — в основном короткие шипики двух разновидностей: треугольной формы и с округлым, но уплощенным основанием. Шипики первого типа находятся чаще по краям чешуи и направлены острием в сторону ости. У верхней цветковой чешуи они встречаются иногда в ее верхушечной части (табл. II, *2*, *4*). Шипики, располагающиеся по поверхности эпидермы, изогнуты по направлению к основанию.

Наружная эпидерма обеих цветковых чешуй представляет собой более сложную в структурном отношении ткань, содержащую как основные, так и специализированные клетки различных типов. Строение основных клеток наружной эпидермы чешуй у всех видов различается мало. Для них характерны следующие особенности: вытянутая по длине чешуи форма, неравномерное утолщение и извилистость антиклинальных стенок, что особенно четко выражено у клеток, расположенных в основании (см. рисунок, *а*, *б*; табл. I, *2*, *5*; II, *1*, *3*; III, *2*, *5*, *6*). Тангенциальная поверхность слегка бугриста у овсяницы луговой и более гладкая у двух других видов. На некоторых участках чешуи поверхность клеток выглядит выпуклой, что скорее всего является артефактом. У овсяницы красной клетки эпидермы верхней части чешуй отличаются более прямыми и тонкими, чем в основании, антиклинальными стенками. Стенки основных клеток пронизаны большим количеством краевых и центральных пор, что характерно и для соответствующих клеток листа некоторых злаков (Жигар, 1972).

Среди специализированных клеток наибольшей морфологической неоднородностью отличаются окремнелые бугорки. С помощью сканирующего микроскопа четко выявляются отличия в строении окремнелых бугорков, принадлежащих эпидерме разных чешуй и разных видов. Так, у верхней чешуи овсяницы луговой окремнелые бугорки представляют собой клетки с толстыми, извилистыми и высоко приподнятыми боковыми стенками, окружающими тупоконечный округлый бугорок, сидящий как бы в углублении (табл. I, *6*). У нижней чешуи — это довольно плоская клетка с остроконечным, напоминающим шипик, неравносторонним, округлым бугорком, основание которого окружено едва приподнятыми неутолщенными антиклинальными стенками (табл. I, *2*). У овсяницы красной окремнелые бугорки более мелкие. В эпидерме нижней чешуи — это округлая клетка с сильно утолщенными антиклинальными стенками, слегка возвышающимися над поверхностью основных клеток и окаймляющими конусообразный бугорок (табл. II, *1*). В эпидерме верхней чешуи окремнелый бугорок имеет извилистые антиклинальные стенки. В центре выпуклой и приподнятой периклинальной поверхности находится утолщение в виде круглого небольшого бугорка (табл. II, *3*). У ежи сборной окремнелые бугорки нижней цветковой чешуи представлены округлой клеткой с толстыми антиклинальными стенками и крупным овальным в основании и конусообразным по форме утолщением на приподнятой поверхности. Количество этих клеток очень велико в нижней части чешуй. Размеры их даже в пределах одного поля зрения микроскопа варьируют: встречаются более крупные и совсем мелкие окремнелые бугорки, чем этот вид отличается от овсяницы красной и овсяницы луговой (табл. III, *2*). Окремнелые бугорки верхней чешуи похожи на них, но значительно мельче. Это тоже округлые клетки с толстыми антиклинальными стенками, которые переходят в конусообразный бугорок (табл. III, *5*).

У всех изучаемых видов, кроме того, встречаются и окремнелые клетки, морфологически отличающиеся от окремнелых бугорков, что четко обнаружилось с помощью скана. Располагаются окремнелые клетки только в апикальной части чешуй довольно ровными рядами. Окремнелая клетка овсяницы луговой — округлой формы с приподнятой и слегка вогнутой в центре поверхностью (табл. I, *1*). У других видов эти клетки в основном отличаются формой и размерами. В эпидерме овсяницы красной они чечевицеобразные (нижняя чешуя) или овальные с извилистыми антиклинальными стенками (табл. II, *1*). У ежи сборной окремнелая клетка имеет округлую или линзообразную с выступающими лопастями форму (табл. III, *2*, *3*, *5*). Клетки подобного строения описаны для некоторых видов родов *Zizania* (Terrell, Wergin, 1981), *Panicum* (Clark, Gould, 1975).

Кроме того, в верхней части цветковых чешуй обнаружены так называемые микробугорки — округлые с гладкой поверхностью образования, расположенные на оболочке основных клеток, в месте соприкосновения их узких торцевых сторон (табл. I, *5*). Они совершенно не похожи на бугристые микробугорки, обнаруженные у бамбуков (Петрова, 1975), но подобны микробугоркам просовых (Clark, Gould, 1975).

Парные клетки эпидермы чешуй представлены комплексом, состоящим из окремневшей и опробковевшей клеток. Опробковевшая клетка у разных чешуй и разных видов морфологически различается мало. Она имеет овальную или серповидную форму и уплощенную поверхность, слегка вогнутую посередине (табл. I, *2*; II, *5*; III, *6*). У овсяницы луговой антиклинальные стенки этой клетки могут быть волнистыми. Строение и форма окремневшей клетки парного комплекса у овсяницы луговой и красной полностью совпадают со строением одиночно расположенных окремнелых бугорков соответствующей чешуи (табл. I, *2*; II, *5*). Однако у ежи сборной этого не наблюдается. Окремневшая клетка парного комплекса отличается морфологически от окремнелого бугорка. Она овальная, ее антиклинальные стенки слегка приподняты над поверхностью, в центре клетки — небольшое утолщение в виде кольца. Опробковевшая клетка узкая, с извилистыми и приподнятыми антиклинальными стенками (табл. III, *6*).

Разнообразием отличаются и трихомы цветковых чешуй. У овсяницы луговой они типичны для злаков и располагаются в основном над жилками, на краях и кончиках чешуй. Трихомы верхней цветковой чешуи представляют собой одноклеточные плоско-треугольные шипики, направленные острием к верхней части. У нижней цветковой чешуи волоски округлые с длинным округлым основанием и резко суживающимся кончиком (табл. II, *6*). У овсяницы красной довольно длинные, утолщенные в основании трихомы наружной эпидермы, расположенные вдоль центральной жилки. По краям чешуй они обильны и представляют собой длинные треугольные одноклеточные волоски с круглым основанием (табл. III, *4*). Такие же волоски, но с овальным основанием составляют ость чешуи. Волоски ежи сборной крупные, одноклеточные с толстым, округлым и слегка уплощенным основанием. В наружной эпидерме они встречаются редко по всей поверхности, но обильно по краям и вдоль жилок. В средней части чешуи волоски двух типов: длинные и короткие (табл. III, *1*, *2*). Во внутренней эпидерме, как и у овсяницы луговой, они отсутствуют.

Устьица наружной эпидермы цветковых чешуй располагаются вдоль жилок, их строение мало отличается от устьиц, находящихся во внутренней эпидерме.

Таким образом, в эпидерме обнаруживается явно выраженная морфологическая неоднородность однотипных элементов, которая проявляется как между видами при сравнении аналогичных чешуй, так и внутри вида при сопоставлении различных чешуй (верхней и нижней) или их частей. Это относится и к основным клеткам эпидермы, и ко всем специализированным. Наиболее четко эти различия выступают при сравнении между собой окремнелых бугорков (или окремневших клеток парного комплекса, сходных с ними морфологически). При исследовании на скане морфологические различия их настолько характерны для каждой чешуи и каждого вида, что вполне могут быть использованы в качестве дополнительного таксономического признака в систематике злаков. Подобным образом морфологические различия окремнелых клеток применялись для разделения видов в роде *Zizania* (Terrell, Wergin, 1981).

Своеобразной морфологической особенностью цветковых чешуй злаков является наличие у них в эпидерме структур двух типов, сходных в том, что в наружной стенке они содержат «кремниевые тельца» (термин Kaufman et al., 1985), однако различаются морфологически. Это окремнелые клетки и окремнелые бугорки. Они обнаружены, например, в родах *Panicum*, *Echinochloa*, *Dichlantheum* (Clark, Gould, 1975). Причем у *Panicum* они чередуются друг с другом, а у видов *Eriochloa*, как и у исследованных нами видов, окремнелые бугорки располагаются в эпидерме основания чешуи, а окремнелые клетки — преимущественно в апикальной части (Shaw, Smeins, 1981). В то же время у менее продвинутых в эволюционном плане злаков, например у многих бамбуков, у водяного риса и других, в эпидерме цветковых чешуй обнаруживаются преимущественно одни окремнелые клетки (Петрова, неопубл. данные; Terrell, Wergin, 1981). Окремнелые бугорки или отсутствуют, или слабо выражены. По всей вероятности, их роль выполняют многочисленные микробугорки, обнаруженные, в частности, у *Phyllostachys bambusoides* (Петрова, 1975). В литературе высказывается мнение, что окремнелые клетки возникают в процессе слущивания окремнелого бугорка, однако представляется более вероятным и закономерным самостоятельное и одновременное развитие этих двух структур, содержащих двуокись кремния в оболочке. Последнее подтверждается при рассмотрении функций, выполняемых этими клетками. Известно, что специализированные структуры эпидермы растений, как правило, полифункциональны (Джунипер, Джеффри, 1986). Окремнелые клетки и бугорки — не исключение. Они выполняют защитную и выделительную функции, участвуют в водном и солевом обмене (Мирославов, 1974), а также в передаче света при прохождении его через эпидерму в более глубокие слои тканей чешуй. Последняя функция окремнелых клеток и бугорков в литературе обсуждается сравнительно мало (Lau et al., 1978; Kaufman et al., 1985; Джунипер, Джеффри, 1986). Оптические свойства окремнелых бугорков и окремнелых клеток различны. Первые имеют выпуклую наружную поверхность и, как конденсорная линза, концентрируют свет, а вторые — с вогнутой поверхностью — рассеивают его. Пропуская лучи разной длины, эти клетки одновременно участвуют в регуляции теплового режима тканей. Исходя из этого становится ясным, почему злаки тропических и субтропических зон (бамбуки, водяной рис) содержат в эпидерме преимущественно окремнелые клетки с плоской или вогнутой поверхностью, рассеивающей свет. У злаков умеренной зоны в эпидерме преобладают окремнелые бугорки, концентрирующие свет. Более того, учитывая оптические свойства этих двух типов клеток, можно объяснить и специфику локализации их по поверхности чешуи у исследованных видов. Окремнелые бугорки располагаются в эпидерме основания и средней части чешуй — области, как правило, затененной другими цветками или колосковыми чешуями, довольно плотно примыкающими друг к другу. Окремнелые же клетки в основании совсем не встречаются, а расположены в эпидерме апикальной части чешуй, которая ничем не затеняется и постоянно освещена. Таким образом, выявленные морфологические и функциональные особенности эпидермальных структур, содержащих в составе наружных стенок двуокись кремния, имеют адаптивную и экологическую значимость.

Морфологическое разнообразие элементов, составляющих эпидерму цветковых чешуй, придает ей специфические черты. При этом части чешуй (апикальная, средняя, основание, ость, кили, пленчатые края) заметно отличаются друг от друга морфологически, каждая из них характеризуется своеобразным комплексом клеток. Он складывается из основных и специализированных клеток и функционально связан с процессами, которые осуществляются нижележащими слоями данного участка чешуи вместе с эпидермой. Однако основные клетки эпидермы в меньшей степени могут характеризовать разницу между зонами чешуй. Во-первых, их плотность распределения в любой части чешуй довольно стабильна (17—19 — у овсяницы луговой, 13—14 — у овсяницы красной, 18—20 — у ежи сборной) (см. таблицу). Во-вторых, морфологические различия этих клеток более или менее значительны лишь при сравнении далеко отстоящих друг от друга частей (например, апикальная и основание) и мало различимы у соседних областей (основание и середина, апикальная часть и пленчатые края). В то же время распределение специализированных клеток в чешуях отличается определенными закономерностями (см. таблицу). Их частота изменяется вдоль чешуи постепенно, увеличиваясь или уменьшаясь, а каждая часть чешуи характеризуется заметно различающимся набором определенных специализированных клеток. Все сказанное относится главным образом к абаксиальной эпидермальной поверхности, поскольку внутренняя эпидерма цветковых чешуй — ткань, морфологически довольно однообразная, что отмечалось выше. Так, например, наружная эпидерма в основании чешуи отличается от эпидермы других частей преобладанием окремнелых бугорков, что хорошо видно под световым микроскопом (см. рисунок, таблицу). Причем у овсяницы луговой они более многочисленны, чем у овсяницы красной и ежи сбор-

Плотность распределения разных типов клеток
в наружной эпидерме цветковых чешуй трех видов злаков

Части наружной эпидермы цветковых чешуй	Основные клетки эпидермы	Окремнелые клетки и бугорки	Парные клетки	Устьица
Овсяница луговая				
Нижняя цветковая чешуя				
апикальная часть	17.3±0.3	1.4±0.2	5.4±0.3	0.5±0.003
средняя часть	17.8±0.2	1.9±0.5	3.7±0.3	0.2±0.03
основание	19.9±0.3	15.1±0.2	0.5±0.7	
Верхняя цветковая чешуя				
апикальная часть	17.6±0.3	1.1±0.2	4.3±0.3	0.2±0.04
средняя часть	17.7±0.3	10.6±0.4	1.3±0.2	0.2±0.05
основание	19.1±0.3	14.8±0.3	0.3±0.05	
Овсяница красная				
Нижняя цветковая чешуя				
апикальная часть	13.9±0.3	2.2±0.2	3.1±0.2	0.2±0.06
средняя часть	13.1±0.2	3.9±0.2	4.8±2.1	0.08±0.02
основание	14.2±0.6	6.2±0.5	2.1±0.1	
Верхняя цветковая чешуя				
апикальная часть	14.7±0.3	4.5±0.3	4.3±0.3	0.05±0.02
средняя часть	14.3±0.3	6.5±0.4	3.3±0.2	0.01±0.01
основание	14.9±0.3	8.2±0.5	2.3±0.2	
Ежа сборная				
Нижняя цветковая чешуя				
апикальная часть	18.5±0.3	0.4±0.1	8.9±0.5	0.2±0.06
средняя часть	17.9±0.2	4.2±0.3	7.9±0.4	0.8±0.1
основание	18.6±0.4	6.9±0.4	5.8±0.4	0.6±0.1
Верхняя цветковая чешуя				
апикальная часть	20.7±0.3	1.5±0.3	4.2±0.3	1.2±0.3
средняя часть	18.2±0.3	4.2±0.3	3.8±0.3	1.5±0.2
основание	19.9±0.4	6.9±0.4	2.1±0.1	2.6±0.2

ной. Парные клетки, наоборот, встречаются реже у первого вида. Устьица совершенно отсутствуют в этой зоне чешуи у овсяниц, довольно редки и у ежи сборной. Трихомы в основании встречаются редко, реже чем в других частях чешуи, а у овсяницы луговой их нет совсем. Очевидно, что такой набор клеток отражает функциональное своеобразие этой части чешуи (Петрова, 1958, 1975; Сыбанбеков, 1965, 1966). Эта зона обеспечивает главным образом механическую устойчивость всей чешуи и осуществляет защитные функции. Поэтому и преобладают количественно широкие, но короткие основные клетки и окремнелые бугорки, имеющие утолщенные, кутинизированные оболочки. Фотосинтетические процессы, транспирация, секреторная деятельность, регуляция метаболизма протекают здесь, вероятно, менее интенсивно, чем в других частях чешуи.

В эпидерме средней части чешуи наблюдается несколько другое количественное соотношение специализированных клеток: окремнелых бугорков становится значительно меньше, особенно резко снижается их число у нижней цветковой чешуи овсяницы луговой — в 7.5 раза, тогда как у овсяницы красной и ежи сборной — в 1.5—2 раза (см. таблицу). У всех видов в этой части чешуи в эпидерме появляются и окремнелые клетки, что хорошо видно при исследовании чешуй на сканирующем микроскопе. В таблице, составленной на основе данных световой микроскопии, число окремнелых клеток не выделено и входит в общее число окремнелых бугорков, так как при данном методе эти два типа клеток практически не различимы. Парных клеток в этой зоне насчитывается значительно больше, чем в эпидерме основания, особенно резко возрастает их число в эпидерме средней части нижней цветковой чешуи овсяниц. У них же в незначительном числе появляются и устьица, располагающиеся над хлоренхимой вдоль проводящих пучков. Верхняя цветковая чешуя овсяниц с двумя жилками содержит устьиц в средней и апикальной части эпидермы немного меньше (в 2 раза у овсяницы луговой и в 4.5 раза у овсяницы красной). У ежи сборной, однако, наоборот — верхняя цветковая чешуя содержит устьиц в 2—4 раза больше, чем нижняя и чешуи обеих видов овсяниц (см. таблицу). Частота устьиц на единицу поверхности здесь выше, что связано, вероятно, с большей интенсивностью фотосинтетических процессов у этого вида по сравнению с овсяницами, так как известно, что чешуя ежи сборной в зоне проводящих пучков содержит до 3—4 слоев хлорофиллоносных клеток (Николаевская, 1974).

Апикальная часть обеих чешуй у всех исследованных видов отличается большим разнообразием специализированных элементов эпидермы, хотя каждый тип клеток численно невелик, исключая парные клетки, — их в 2—10 раз больше, чем в других частях чешуи (см. таблицу). Окремнелые клетки преобладают над окремнелыми бугорками, которые здесь очень редки. Кроме того, в этой части чешуй значительно больше трихом, особенно в зоне, переходящей в ость. У овсяницы луговой только в апикальной части встречается много микробугорков, не обнаруживаемых у других видов. Поскольку парные клетки количественно преобладают над другими специализированными, вполне возможно, что обменные процессы и секреторная деятельность превалируют над другими функциями.

Структура эпидермы над проводящими пучками во всех частях обеих чешуй сравнительно обеднена: здесь, кроме основных клеток, встречаются лишь трихомы. У верхней цветковой чешуи всех видов оба киля снабжены большим количеством трихом.

Краевые части обеих чешуй состоят, по существу, из двух слоев эпидермы. Особенно четко это выражено у верхней цветковой чешуи. Здесь располагаются узкие, длинные основные клетки эпидермы с тонкими прямыми или слабоизвилистыми оболочками. В наружной эпидерме овсяницы луговой здесь встречаются редкие микробугорки, расположенные в 1—2 ряда около волосков. Волоски, окаймляющие края чешуй, как правило, крупные, с овальным основанием и заостренной верхушкой. У разных видов они немного различаются морфологически. Краевая часть чешуй, видимо, более всего приспособлена для осуществления не только механической поддержки чешуй, но и для воздухо- и водообмена. Известно, что основные клетки обладают гидрофобными и гигроскопическими свойствами, а трихомы, кроме того, и свойством создавать определенный пограничный слой воздуха вокруг чешуй и над ее поверхностью, за счет чего регулируются процессы энергетического обмена (Джунипер, Джеффри, 1986). Сходные функции присущи и остям чешуй, состоящим из плотно прилегающих друг к другу коротких, округлых в основании и заостренных волосков-шипиков. Изредка между ними встречаются некрупные, удлиненные и толстостенные основные клетки.

Вдоль каждой из чешуй, таким образом, наблюдается постепенная смена комплексов специализированных структур, слагающих эпидерму. Каждый из этих комплексов своеобразен морфологически и позволяет выделять различные зоны цветковой чешуи. Подобное разграничение соответствует различной их функциональной нагрузке, что несомненно отражает адаптивный характер морфологического разнообразия эпидермальных структур.

В заключение необходимо отметить, что межвидовые различия в структуре цветковых чешуй характеризуются следующими показателями: а) морфологическим разнообразием специализированных клеток эпидермы; б) морфологическими (в деталях) различиями однотипных по структуре и основным функциям клеток. Но хотя разделение изучаемых видов в систематическом плане трудностей не представляет, выявленные особенности чешуй имеют более узкое практическое значение для различения семян этих видов, сходство которых по внешнему виду очень велико, поскольку зерновки одинаково заключены в плотно прилегающие цветковые чешуи. Они имеют сходную удлиненно-ланцетную форму, не различаются по цвету и размерам. Лишь у овсяницы луговой более длинные семена. И главным морфологическим признаком, позволяющим различать семена на уровне видов, здесь выступает структура окремнелых бугорков, разнообразие которых отражает, как было показано, видовые особенности.

Внутри вида в морфологических различиях между верхней и нижней чешуями решающим признаком также являются структурные отличия однотипных клеток, преимущественно специализированных, а в пределах чешуй главным признаком, создающим определенную зональность, служат особенности локализации клеток, приводящие к появлению комплексов специализированных структур, характерных для каждой из зон чешуи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Эпидерма как сложная система разнотипных клеток // Тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР. 1976. Сер. 1. Вып. 13. С. 153—160. — *Джунипер Б. Э.*, *Джеффри К. Э.* Морфология поверхности растений. М.: Агропромиздат, 1986. 160 с. — *Жигар М. П.* Морфология и распределение пор в наружных стенках клеток эпидермиса злаков // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 11. С. 1434—1443. — *Кочетова Н. И.*, *Кочетов Ю. В.* Адаптивные свойства поверхности растений. М.: Колос, 1982. 176 с. — *Кравкина И. М.*, *Мирославов Е. А.* Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса некоторых злаков // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 9. С. 1379—1387. — *Мирославов Е. А.* О структурных особенностях колоса пшеницы в связи с водным режимом растений // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 12. С. 1812—1817. — *Мирославов Е. А.* Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водонерастворимых веществ листом // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 307—405. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Мирославов Е. А.*, *Жигар М. П.* Электронно-микроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Dactylis glomerata* L., *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Poa annua* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 10. С. 1401—1412. — *Николаевская Т. С.* Развитие зерновки ежи сборной // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 11. С. 1623—1630. — *Петрова Л. Р.* Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum* // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 8. С. 1160—1169. — *Петрова Л. Р.* Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 4. С. 476—481. — *Петрова Л. Р.*, *Николаевская Т. С.*, *Федотова Т. А.* Структура поверхности зерновки злаков под сканирующим электронным микроскопом // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1054—1058. — *Сыбанбеков К. Ж.* К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 12. С. 1673—1685. — *Сыбанбеков К. Ж.* Особенности расположения тканевых структур в чешуях колоса различных сортов пшеницы // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1321—1339. — *Albers F.* REM-Untersuchungen Grännen der Subtrieben *Aristaveninae* und *Airinae* (*Gramineae—Aveneae*) // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1976. Bd 97, N 3. S. 414—424. — *Baum B. R.*, *Hadland V. E.* A scanning electron microscopic study of epicuticular waxes of glumes in *Avena magna*, *A. murphyi*, *A. sterilis* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, N 12. P. 2381—2383. — *Baum B. R.*, *Hadland V. E.* The epicuticular waxes of glumes of *Avena*: a scanning electron microscopic study of the morphological patterns in all the species // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 16. P. 1712—1718. — *Clark C. A.*, *Gould F. W.* Some epidermal characteristics of paleas of *Dichanthelium*, *Panicum* and *Echinochloa* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62, N 7. P. 743—748. — *Gautam N.*, *Sharma Y. N.* Epidermal studies in the genus *Chloris* (*Gramineae*) // Geobios. 1981. Vol. 8, N 3. P. 127—128. — *Hayward D. M.*, *Winn Parry D.* Electron-probe microanalysis studies of silica distribution in barley (*Hordeum sativum* L.) // Ann. Bot. 1973. Vol. 37, N 151. P. 579—591. — *Hayward D. M.*, *Winn Parry D.* Scanning electron microscopy of silica deposits in the culms, floral bracts and awns of barley (*Hordeum sativum* Jess.) // Ann. Bot. 1980. Vol. 46, N 5. P. 541—548. — *Johnson H. B.* Plant pubescence: an ecological perspective // Bot. Rev. 1975. Vol. 41, N 3. P. 233—258. — *Johnston C. R.*, *Watson L.* Microhairs: a universal characteristic of non-festucoid grass genera? // Phytomorphology. 1976. Vol. 26, N 3. P. 297—301. — *Juniper B. E.*, *Cox G. C.* The anatomy of the leaf surface: the first line of defense // Pestic. sci. 1973. Vol. 4, N 4. P. 543—561. — *Kaufman P. B.*, *Dayanandan P.*, *Franklin C. I.*, *Takeoka Y.* Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots // Ann. Bot. 1985. Vol. 55, N 4. P. 487—507. — *Kaufman P. B.*, *Petering L. B.*, *Smith J. G.* Ultrastructural development of cork-silica cell pairs in *Avena* internodal epidermis // Bot. Gaz. 1970. Vol. 131 (3). P. 173—185. — *Kaufman P. B.*, *Soni S. L.*, *La Coix J. D.* et al. Electron-probe microanalysis of silicon in the epidermis of rice (*Oryza sativa* L.) internodes // Planta. 1972. Vol. 104, N 1. P. 10—14. — *Kok P. D. F.* Oppervlakstruktuur van die boonte lemma in die genus *Digitaria* Haller (*Poaceae*) // Proc. Electron. Microscopy Soc. Afr. South. 1978. Vol. 8. P. 111—112. — *Lau E.*, *Goldoftas M.*, *Baldwin D. van* et al. Structure and localization of silica in the leaf and internodal epidermal system of the march grass *Phragmites australis* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56, N 14. P. 1696—1701. — *Scholz H.* Kurze Mitteilung über eine bemerkenswerte intraindividuelle Variabilität von Mikrohaaren in der Gattung *Setaria* (*Gramineae*) // Willdenowia. 1974. Bd 7, N 2. S. 415—418. — *Shaw R. B.*, *Smeins P. E.* Some anatomical and morphological characteristics of the North American species of *Eriochloa* (*Poaceae*: *Paniceae*) // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 4. P. 334—344. — *Soni S. L.*, *Kaufman P. B.*, *Jones R. A.* Electron microprobe analysis of the distribution of silicon and other elements in rice leaf epidermis // Bot. Gaz. 1972. Vol. 133, N 1. P. 66—72. — *Terrell E. E.*, *Wergin W. P.* Epidermal features and silica deposition in lemmas and awns of *Zizania* (*Gramineae*) // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 5. P. 697—707. — *Thomasson J.* Epidermal patterns of the lemma in some fossil and living grasses and their phylogenetic significance // Science. 1978. Vol. 119, N 4332. P. 975—977. — *Thomasson J.* Micromorphology of the lemma in *Stipa robusta* and *Stipa viridula* (*Gramineae*: *Stipeae*); taxonomic significance // Southwest. Natur. 1981. Vol. 26, N 2. P. 211—214. — *Tulloch A. P.* Composition of epicuticular waxes from 28 genera of *Gramineae*: differences between subfamilies // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59, N 7. P. 1221—1231. — *Vignal C.* Étude phytodérmatologique de la sous-famille des *Chloridoideae* (*Gramineae*) // Bul. Mus. nat. hist. natur. 1984. T. 6, N 4. P. 279—295. — *Winn Parry D.*, *Hodson L. M. J.* Silica distribution in the caryopsis and inflorescence bracts of forxtail millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.) and its possible significance in carcinogenesis // Ann. Bot. 1982. Vol. 49, N 4. P. 531—540.

Институт биологии КФ АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 3 II 1987.

УДК 581.331.2

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

Т. Б. Рылова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ВИДОВ *ITEA* (*ITEACEAE*)

T. B. RYLOVA. MORPHOLOGICAL FEATURES OF POLLEN IN SOME FOSSIL AND EXTANT SPECIES *ITEA* (*ITEACEAE*)

Изучение в световом и сканирующем электронном микроскопах морфологии пыльцы *Itea*, найденной в среднемиоценовых отложениях Белоруссии, позволило выделить 3 новых ископаемых вида этого рода. Для сравнения приведены описания четырех современных видов этого рода. Дана характеристика спорово-пыльцевого комплекса из среднемиоценовых отложений.

В настоящее время к сем. *Iteaceae* относятся 2 рода: *Itea* Gr. ex L. и *Choristylis* Harv., включающие 22 вида. Первый распространен в Гималаях, Восточной и Юго-Восточной Азии, в атлантической Северной Америке, второй — в Восточной, Центральной и Южной Африке (Тахтаджян, 1987). Прежде род *Itea* рассматривался в системе сем. *Saxifragaceae*. Изучение пыльцевых зерен в пределах данного семейства позволило В. Ш. Агабабяну (1960, 1961, 1964) сделать вывод о полифилетическом происхождении семейства в целом и о правильности выделения рода *Itea* в самостоятельное сем. *Iteaceae* (Agardh, 1858; Britton, 1905; Takhtajan, 1959, и др.). С точки зрения палинологии, представляется правильным включение в сем. *Iteaceae* и рода *Choristylis*, относимого ранее к сем. *Escalloniaceae*. На большое сходство пыльцевых зерен обоих родов указывалось неоднократно (Агабабян, 1960, 1964; Hideux, Ferguson, 1976).

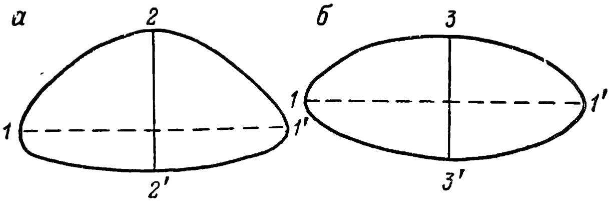
В Западной Европе пыльцевые зерна *Itea* были описаны B. Menke (1976) из плиоценовых отложений Западной Германии. Автор отмечает, что пыльца *Itea* наиболее характерна для Garding-стадии и единично встречается в Suster- и Brunssum-стадиях, найдена она также и в буроугольных пластах из среднемиоценовых буроугольных песков.

Пыльца *Itea* встречена нами при палинологическом изучении буроугольной толщи, вскрытой скважиной 13, пробуренной в 1979 г. у дер. Смолярка Березовского р-на Брестской обл. Западной геолого-гидрогеологической партией на углепроявлении Бронная Гора. Скважиной вскрыты отложения карстового водоема, представленные глинами, бурыми углями, песками и алевритами палеогенового, неогенового и антропогенового возрастов. К верхней части буроугольной толщи (интервал глубин 72.4—80.6 м) приурочен палинологический комплекс, в общем составе спектров которого пыльца голосеменных составляет 3—17 %, покрытосеменных древесных пород — 5—19, травянистых растений и кустарничков — 19—50, споры — 21—68 %. Пыльцы, определяемой по искусственной системе классификации, содержится в среднем 4 %.

Из голосеменных в наибольшем числе встречена пыльца рода *Pinus*. Реже отмечаются *Taxodiaceae* (*Taxodium*, *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron*), в единичном количестве присутствуют пыльцевые зерна *Arecaceae*, *Podocarpus*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*, *Sciadopitys*, *Tsuga*, *Keteleeria*, *Picea*. Покрытосеменные древесные породы, кустарники и лианы представлены главным образом пыльцой *Quercus*, *Betula*, *Alnus*, *Nyssa*, *Vitis*, *Ulmus*. Реже встречаются *Fagus*, *Castanea*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Myrica*, *Pterocarya*, *Carya*, *Juglans*, *Platycarya*, *Engelgardia*, *Liquidambar*, *Ilex*, *Oleaceae*, *Itea*, *Zelkova*, *Tilia*, *Salix*, *Rhus*, *Symplocos*, *Cornus*, *Loranthaceae* (*Arceuthobium* sp.) и др.

Схема измерения пыльцевых зерен рода *Itea*.

а — экваториальная проекция, *б* — полярная проекция. *1—1′* — длина пыльцевого зерна (экваториальная ось), *2—2′* — высота пыльцевого зерна (полярная ось), *3—3′* — ширина пыльцевого зерна.



В группе травянистых растений и кустарничков преобладает пыльца *Ericaceae* и *Poaceae*. К этой же группе нами отнесены очень мелкие пыльцевые зерна сем. *Rosaceae*, вероятнее всего, принадлежащие к недревесным формам. Изредка отмечается пыльца *Typhaceae*, *Brasenia*, *Potamogeton*, *Alismataceae*, *Nymphaeaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, *Plantaginaceae*, *Lythraceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Artemisia*. Среди спор преобладают представители рода *Sphagnum*.

Полученный спорово-пыльцевой комплекс вполне сопоставим со среднемиоценовым комплексом, описанным С. С. Маныкиным (1966) для юга Белоруссии, а также аналогичен комплексу, полученному А. Ф. Бурлак (1977) для верхней части угленосной толщи, что свидетельствует о среднемиоценовом возрасте изученных нами буроугольных отложений. Этот вывод подтверждается также результатами палеокарпологических исследований, выполненных Т. В. Якубовской.

В этих отложениях найдены очень характерные пыльцевые зерна, относящиеся к роду *Itea* (сем. *Iteaceae*). Это первая находка ископаемой пыльцы данного семейства на территории Белоруссии и, вероятно, СССР. Пыльца *Itea* отмечалась в каждом образце. Как правило, в препаратах присутствовало от 1 до 5 пыльцевых зерен, что не превышало 1 % от общей суммы подсчитанной пыльцы.

Для уточнения видовой принадлежности обнаруженных ископаемых пыльцевых зерен была изучена пыльца четырех современных видов рода *Itea*, имеющихся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Исследования проводили с применением светового микроскопа Ergaval (СМ) при рабочем увеличении ×400 и ×1000 и микрофотонасадки, а также сканирующего электронного микроскопа JSM-35C (СЭМ). Причем постоянно осуществлялся перенос конкретного ископаемого пыльцевого зерна после отснятия его на фотопленку в СМ на столик СЭМ. Ниже приводятся описания 4 современных и 3 ископаемых видов *Itea*. Схема, которой мы пользовались при измерении пыльцевых зерен, приведена на рисунке.

Род *Itea* Gr. ex L.

Описание пыльцы современных видов рода *Itea*

Itea virginica L.

(табл. I, *1—3*; II, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна (п. з.) билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 27.0—37.0 мкм (33.7 мкм), высота 15—23.8 мкм (19.5 мкм), ширина 20.0—22.3 мкм (21.1 мкм). Отношение длины к высоте (К) равно в среднем 1.96. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.3—1.7 мкм. В области пор экзина раздваивается, слегка приподнимается и несколько заворачивает внутрь поры, но не утолщается. Эндэкзина обрывается на заметно большем расстоянии от поры. Поверхность почти гладкая в СМ, в СЭМ при увеличении в 4000 раз выявляется ямчатость и слабо выраженная мелкобугорчатость. Пора округлой формы (данные СМ), при исследовании в СЭМ видно, что поровое отверстие почти овальное, с неровными краями. Диаметр поры 1.5×2.2 мкм. У отдельных пыльцевых зерен имеется небольшой оперкулум в виде округлой крышечки, прикрывающей поровое отверстие. Околопоровый валик хорошо выражен. На проксимальной стороне п. з. имеется бороздовидное утончение экзины, соединяющее между собой поры.

Пыльца *I. virginica* имеет наиболее крупные размеры среди прочих видов рода *Itea* и значительно более сглаженную скульптуру поверхности экзины.

Исследованные экземпляры: South Carolina, 28 V 1950, coll. ign.

Itea maesiaefolia Elsm.

(табл. I, *4—7*; табл. II, *3*)

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 17.0—23.5 мкм (20.4 мкм), высота 12.5—15.0 мкм (13.7 мкм), ширина 11.5—19.0 мкм (15.2 мкм). К=1.64. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.1—1.4 мкм. У пор экзина раздваивается, слегка приподнимается и несколько заворачивает внутрь поры, почти не утолщается. Эндэкзина кончается там, где эктэкзина начинает делать поворот кверху. Поверхность экзины слабобугорчатая в СМ, в СЭМ — ямчато-мелкобугорчатая. Пора округлая или овальная, в СЭМ — овальной или чаще неправильной вытянутой формы, диаметр поры около 0.4—1.6 мкм. Околопоровый валик хорошо выражен. Поры почти не выступают за общий контур пыльцевого зерна, соединяются между собой узким бороздовидным утончением экзины, расположенным на проксимальной стороне пыльцевого зерна.

П. з. *I. maesiaefolia* имеют наибольшее сходство с пыльцой *I. macrophylla*, отличаясь от последней в основном лишь более мелкими размерами и менее вытянутой формой (меньшим значением К).

Исследованные экземпляры: Lycban, Province Tayabas, V 1906, A. D. E. Elmer.

Itea macrophylla Wall.

(табл. I, *8—11*; II, *4*, *5*)

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 20.0—25.0 мкм (23.2 мкм), высота 13.75—16.00 мкм (14.8 мкм), ширина 14.0—16.3 мкм (15.3 мкм). К=1.9. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.2—1.4 мкм. В области пор экзина раздваивается, слегка приподнимается и несколько заворачивает внутрь поры, не утолщается. Эндэкзина заканчивается там, где эктэкзина поворачивает кверху. Поверхность экзины в СМ слегка бугорчатая, в СЭМ — ямчато-мелкобугорчатая.

Пора у некоторых экземпляров округлая, мелкая, в диаметре 0.5 мкм, у других — овальная или неправильной формы, диаметром около 1—1.2 мкм. Околопоровый валик хорошо выражен. Поры соединяются по проксимальной стороне бороздовидным утончением экзины, которое у данного вида, как правило, четко выражено.

Пыльца *I. macrophylla* по своим морфологическим признакам наиболее близка к *I. maesiaefolia*, но отличается более высоким значением К и несколько более крупными размерами.

Исследованные экземпляры: North Borneo, 1961, W. L. Chew., E. J. H. Corner, A. Stainton.

Itea nutans Rayle

(табл. I, *12—14*; табл. II, *6*)

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 19.1—24.9 мкм (23.4 мкм), высота 10.6—15.5 мкм (13.8 мкм), ширина 13.0—17.3 мкм (15.9 мкм). К=1.8. У большинства экземпляров противоположные концы п. з., на которых расположены поры, сужены и заметно оттянуты. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.2—1.7 мкм. У пор экзина раздваивается, заметно приподнимается и слегка заворачивает внутрь поры, не утолщается. Эндэкзина кончается там, где эктэкзина отклоняется кверху. Поверхность экзины слегка бугорчатая в СМ, в СЭМ четко видна ямчато-мелкобугорчатая скульптура. Пора округлой или овальной формы, с неровными краями, диаметром 1—3 мкм. Околопоровый валик хорошо выражен. Бороздообразное утончение экзины вдоль середины проксимальной стороны у большей части исследованных п. з. отсутствует, иногда лишь едва просматривается. Наибольшее сходство проявляется с *I. macrophylla*, от которой п. з. *I. nutans* отличаются в основном лишь более вытянутой формой за счет сильнее оттянутых в стороны противоположных концов п. з.

Исследованные экземпляры: India, Sahastar dhara, 3 V 1957, Y. K. Savin, T. A. Rao.

ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМОЙ ПЫЛЬЦЫ, ОТНЕСЕННОЙ К РОДУ *ITEA*

Itea menkei Rylova sp. nov.

(табл. I, *15*; табл. II, *7*, *8*)

Itea; Menke, 1976, с. 37, 38, табл. 16, фиг. 15

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Два противоположных конца п. з., на которых расположены поры, сильно сужены и оттянуты в стороны, резко выступают за общий контур зерна. Длина п. з. 22.0—28.1 мкм, высота 11.0—14.2 мкм, ширина 12.0—14.6 мкм. К=1.88. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.2 мкм. В области пор экзина раздваивается и круто приподнимается, слегка заворачивает внутрь поры, не утолщается. Эндэкзина выклинивается там, где эктэкзина начинает отклоняться кверху. Поверхность экзины в СМ гладкая, в СЭМ выявляется ямчатость и слабо выраженная мелкобугорчатость. Пора округлой или овальной формы, обычно с неровными краями. Валик четко выражен. Бороздообразная полоска, соединяющая поры, не видна.

Пыльца данного вида имеет сходство с п. з. *Itea*, микрофотография которого помещена Menke (1976) на табл. 16 (фиг. 15, с. 125). Автор сравнивает все встреченные им в неогене Западной Германии п. з. *Itea* с современным видом *I. virginica* L. По нашему мнению, указанное п. з., судя по его изображению, может принадлежать *Itea menkei*. Описанная нами ископаемая пыльца по совокупности морфологических признаков наибольшее сходство имеет с *Itea nutans* Royle. Это сходство касается формы п. з., включая отношение длины п. з. к его высоте, а также наличия оттянутых концов, хотя у *I. nutans* они заметно у́же (острее).

Голотип: препарат 3228/101, скв. 13, дер. Смолярка Березовского р-на Брестской обл., глубина 74.0 м, бурый уголь, средний миоцен; в коллекции лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена Института геохимии и геофизики АН БССР (ИГиГ АН БССР) (табл. I, *15*; II, *8*).

Материал. 4 п. з.

Itea bielorussica Rylova sp. nov.

(табл. I, *16*, *17*; табл. II, *9*)

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 22.3—26.0 мкм (24.7 мкм), высота 14.3—13.3 мкм (14.8 мкм), ширина около 13.8 мкм. К=1.78. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.2—1.5 мкм. У пор экзина раздваивается, приподнимается и несколько заворачивает внутрь поры, не утолщается. Эндэкзина выклинивается там, где эктэкзина начинает приподниматься. Поверхность экзины в СМ гладкая, в СЭМ наблюдается слабо выраженная ямчатость и мелкобугорчатость. Пора округлой, овальной (с неровными краями) или чаще неправильной формы, диаметром 0.5—1.85 мкм. Противоположные концы п. з., на которых расположены поры, почти не выступают за общий контур зерна. Бороздообразная полоска, соединяющая поры, выражена слабо или вообще не видна.

Ископаемый вид по своим морфологическим и биометрическим признакам наиболее близок к *I. macrophylla*, хотя отличается более крупными размерами и значительно менее четкой скульптурой поверхности.

Голотип: препарат 3228/101, скв. 13, дер. Смолярка Березовского р-на Брестской обл., глубина 74.0 м, бурый уголь, средний миоцен; в коллекции Лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (табл. I, *16*; II, *9*).

Материал. 12 п. з.

Itea miocenica Rylova sp. nov.

(табл. I, *18*; II, *10*)

П. з. билатерально-симметричные, чечевицеобразной формы, экваториально-2-поровые. Длина п. з. 27.8—30.2 мкм, высота 14—15.2 мкм, ширина 18.3—21.2 мкм. К=1.99. Экзина тектатно-перфоратная, толщиной 1.2—1.6 мкм. У пор экзина раздваивается, приподнимается и несколько заворачивает внутрь поры, не утолщаясь. Поверхность экзины в СМ гладкая, в СЭМ можно наблюдать ямчатость и слабовыраженную мелкобугорчатость. Пора округлой, овальной или неправильной формы, диаметром около 2 мкм. Околопоровый валик хорошо выражен. Поры соединяются между собой слабо выраженной узкой бороздообразной полоской.

П. з. *I. miocenica* имеют сходство с ископаемой пыльцой *Itea*, описанной Б. Менке из плиоценовых отложений Западной Германии (Menke, 1976, с. 37, табл. 16, фиг. 12—14, с. 123), но отличаются несколько более крупными размерами, что позволяет сблизить их, учитывая также форму п. з. и одинаковое значение К, с *I. virginica*.

Голотип: препарат 3228/101, скв. 13, дер. Смолярка Березовского р-на Брестской обл., глубина 74.0 м, бурый уголь, средний миоцен; в коллекции лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (табл. I, *18*; II, *10*).

Материал. 2 п. з.

Автор выражает искреннюю благодарность Д. Б. Архангельскому, Т. Д. Суровой и В. Ф. Тарасевич за ценные замечания при подготовке настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агабабян В. Ш. К палиносистематике семейства *Iteaceae* // Изв. АН АрмССР. 1960. Т. 13, № 1. С. 99—102. — *Агабабян В. Ш.* Материалы к палиносистематическому изучению семейства *Saxifragaceae* s. l. // Изв. АН АрмССР. 1961. Т. 14, № 2. С. 45—61. — *Агабабян В. Ш.* Эволюция пыльцы в порядках *Cunoniales* и *Saxifragales* в связи с некоторыми вопросами их систематики и филогении // Изв. АН АрмССР. 1964. Т. 17, № 1. С. 59—72. — *Бурлак А. Ф.* Результаты палинологических исследований миоценовых отложений Белоруссии // Пограничные горизонты между неогеном и антропогеном. Минск: Наука и техника, 1977. С. 164—181. — *Маныкин С. С.* Пыльца верхнеолигоценовых и неогеновых отложений Белоруссии и ее стратиграфическое значение // Палеонтология и стратиграфия БССР. Минск, 1966. Сб. 5. С. 144—297. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Agardh J. G.* Theoria Systematis Plantarum. Lundae, 1858. — *Britton N. L. Cunoniaceae, Iteaceae* // N. Am. fl. 1905. Vol. 22, pt 2. — *Hideux M. J.*, *Ferguson I. K.* The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in *Saxifragaceae* sensu lato / Eds I. K. Ferguson, J. Müller. The evolutionary significance of the exine. London, 1976. P. 327—377. — *Menke B.* Pliozene und altestquartäre Sporen- und Pollenflora von Schleswig—Holstein // Geologisches Jahrbuch. A. N 32. Hannover, 1976. 200 S. — *Takhtajan A. L.* Die Evolution der Angiospermen. 1959.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск.

Получено 30 XI 1987.

УДК 581.2 : 582.344.82

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

А. Н. Мордвинов

НАХОДКА *POHLIA NUTANS* (*BRYACEAE*) С ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ СПОРОГОНОВ

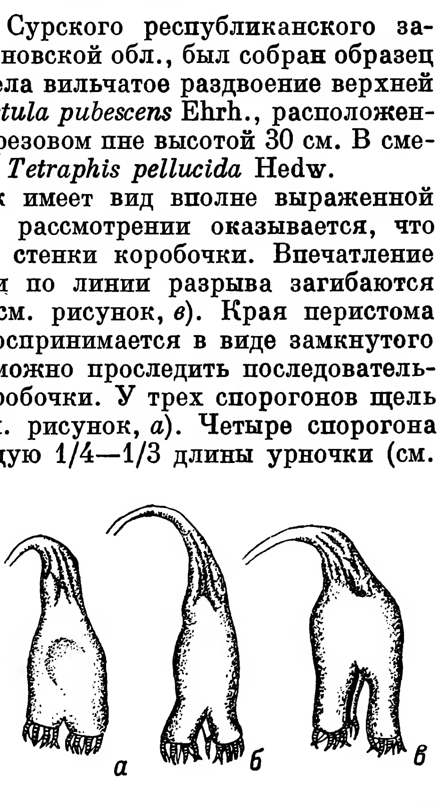
A. N. MORDVINOV. THE FINDING OF *POHLIA NUTANS* (*BRYACEAE*) WITH TERATOLOGICAL CHANGES OF SPOROGONS

Описаны тератологические изменения спорогонов у *Pohlia nutans*.

Во время бриологических исследований Сурского республиканского заказника, расположенного на территории Ульяновской обл., был собран образец *Pohlia nutans*, в котором часть спорогонов имела вильчатое раздвоение верхней части коробочки. Образец собран в лесу из *Betula pubescens* Ehrh., расположенном по краю лесного болота, на трухлявом березовом пне высотой 30 см. В смешанной дерновинке кроме *Pohlia nutans* был *Tetraphis pellucida* Hedw.

На первый взгляд, раздвоение коробочек имеет вид вполне выраженной дихотомии (см. рисунок, *в*). При детальном рассмотрении оказывается, что раздвоение вызвано механическим разрывом стенки коробочки. Впечатление дихотомии вызывается тем, что края стенки по линии разрыва загибаются внутрь коробочки и почти соприкасаются (см. рисунок, *в*). Края перистома почти смыкаются, и поэтому он визуально воспринимается в виде замкнутого кольца. На раздвоенных спорогонах (их 9) можно проследить последовательные этапы механического разрыва стенки коробочки. У трех спорогонов щель едва намечается по краю устья урночки (см. рисунок, *а*). Четыре спорогона имеют хорошо выраженную щель, достигающую 1/4—1/3 длины урночки (см. рисунок, *б*). Наконец, два спорогона имеют урночки, раздвоенные на 1/2 длины.

Приведем описание коробочки (в сухом состоянии), имеющей наибольшую степень раздвоения. Она светло-зеленая, 2.65 мм дл., 1.0 мм шир., с урночкой 1.9 мм дл. Щель 0.95 мм дл. и 0.35 мм шир.



Спорогоны *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.

а, *б*, *в* — различная степень раздвоения коробочек (пояснения даны в тексте).

Описанное изменение коробочки спорогона — явление, очевидно, редкое, поскольку в отечественной литературе, посвященной тератологии мохообразных, оно не упоминается.

Образец *Pohlia nutans* хранится в гербарии кафедры ботаники Ульяновского педагогического института.

Ульяновский государственный педагогический институт.

Получено 2 VIII 1988.

УДК 633.63 : 581.331.163

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

Л. Б. Сеилова, А. А. Абдурахманов, Ф. И. Камалетдинова

АПОМИКСИС У ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ВИДОВ РОДА *BETA* (*CHENOPODIACEAE*)

L. B. SEILOVA, A. A. ABDURAKHMANOV, F. I. KAMALETDINOVA. APOMIXIS IN INBRED LINES OF THE SPECIES OF THE GENUS *BETA* (*CHENOPODIACEAE*)

Выявлены самоопыленные линии сахарной свеклы, формирующие семена апомиктическим путем. Механизм образования апомиктического потомства — диплоидный партеногенез.

Закрепление гетерозиса является одной из актуальных проблем современной биологии. Наиболее кардинальный способ ее решения — перевод лучших селекционных материалов на апомиктический способ размножения. Однако наиболее распространенным сельскохозяйственным культурам, в том числе и сахарной свекле, этот тип размножения не свойствен, хотя отдельные элементы апомиксиса можно встретить у растений с неполноценной пыльцой — форм с генной и цитоплазматической мужской стерильностью и анеуплоидов (Fischer, 1962; Зайковская, Ярмолюк, 1978; Зайковская и др., 1979). Исключительно апомиктически размножаются некоторые дикие сородичи свеклы: представители секции горных видов *Corollinae* Transch. (*Beta lomatogona* Fisch. et Mey., *B. trygyna* Waldst. et Kit., *B. intermedia* Bunge) — апомикты с диплои апоспорическим развитием зародышевых мешков (Зосимович, 1938; Jassem, 1972, 1976; Арапова, 1980). Эти качества дикорастущих видов исследователи неоднократно пытались передать культурным формам сахарной свеклы путем скрещиваний, но многочисленные попытки не дали удовлетворительных результатов (Clei, Bock, 1968; Jassem, Jassem, 1969; Filutowicz, Dalke, 1972; Арапова, 1984).

Некоторые успехи были достигнуты при использовании методов экспериментального мутагенеза: при обработке проростков культурной свеклы колхицином (Levan, 1945) или при облучении ее пыльцы гамма-радиацией получены редуцированные апомикты — гаплоиды, представляющие для генетики и селекции значительный интерес.

Мы попытались индуцировать у диплоидной сахарной свеклы (сорт Белоцерковская односемянная) апомиктический тип размножения с помощью другого мутагенного фактора — УФ-лучей и выявили такие элементы апомиксиса, как апогаметия, апоспория, адвентивная эмбриония. Были обнаружены обе формы последней — нуцеллярная и интегументальная. Однако из-за недоразвитости или ранней дегенерации апомиктических зародышей полноценного потомства получить не удалось (Сеилова и др., 1984).

На следующем этапе исследований поиск форм — носителей элементов апомиксиса мы провели среди самоопыленных (инбредных) материалов, но подвергнутых какому-либо воздействию. При этом исходили из факта, что гены, контролирующие апомиксис, в своей основе рецессивны и на уровне популяций культурной свеклы своего действия не проявляют. Их можно обнаружить только после самоопыления (инбридинга) (Петров, 1979).

Изучению подвергли 50 самоопыленных линий, полученных из сортов-популяций: Белоцерковская односемянная-34, Белоцерковская односемянная-45, Рамонская-09, Ялтушковская односемянная-30 и др. (около 800 растений). Склонность особей к апомиксису выявляли по завязыванию семян на кастрированных, но неопыленных цветочных побегах, покрытых затем пергаментными изоляторами-вертушками с целью предотвращения перекрестного опыления. Кастрацию осуществляли за 3—4 дня до цветения, когда пыльцевые зерна еще не достигли зрелости и не способны принимать участие в оплодотворении (Зайковская, 1968).

Опыты показали, что в отсутствие пыльцы, т. е. автономно, из 50 изученных линий формируют семена лишь две. При этом в пределах отдельного изолятора завязываемость составила в среднем 20.9 %, а на одном растении она оказалась абсолютной — 100 %.

Эмбриологические исследования позволили установить, что апомиктические зародыши возникают одним и тем же путем — партеногенетически. Их развитие начинается за несколько дней до цветения, и к моменту кастрации зародыши уже состоят из 9—15 клеток. Однако в дальнейшем их развитие несколько замедляется. Так, если нормальные половые зародыши растений контрольного варианта (кастрация+опыление совместимой пыльцой) приобретают булавовидную форму на третьи сутки после опыления, то апомиктические этой же стадии (30—35 клеток) достигают только на 7—8 сут после кастрации. Эндосперм в это время хорошо развит и заполняет значительную часть полости зародышевого мешка. В тех зародышевых мешках, где апомиксис отсутствует, дегенерация элементов женского гаметофита начинается на 4—6 сут и приобретает массовый характер на 10 сут.

Растения, выросшие при посеве в грунт апомиктических семян, оказались матроклинными диплоидами ($2n=18$) и полностью воспроизводили фенотип материнской формы. Каковы возможные механизмы возникновения апомиктического потомства? Известно, что при диплоидном партеногенезе зародыши могут формироваться двумя путями: 1 — развиваются из яйцеклетки ($2n$) нередуцированных зародышевых мешков, 2 — образуются из гаплоидной яйцеклетки, претерпевающей в дальнейшем диплоидизацию (Петров, 1979). Но для удвоения хромосомного набора яйцеклетке необходим стимул. В наших опытах стимулирующее начало отсутствовало, поэтому, вероятно, логичнее предположить возникновение зародышей из диплоидных яйцеклеток нередуцированных зародышевых мешков, образование которых связано с нередукцией числа хромосом в ходе мейоза мегаспороцитов (Hermsen, 1984).

Таким образом, отдельные самоопыленные линии сахарной свеклы могут формировать семена путем апомиксиса. Придание апомиктического способа размножения высокопродуктивным гибридам — задача будущих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арапова Т. С. К вопросу об апомиксисе и полиплоидии у некоторых видов рода *Beta* // Индуцированный мутагенез и апомиксис. Новосибирск: Наука, 1980. С. 120—123. — *Арапова Т. С.* О возможности апомиксиса у сахарной свеклы путем заимствования его элементов у диких видов // Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука, 1984. С. 171—177. — *Зайковская Н. Э.* Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. М.: Колос, 1968. С. 137—206. — *Зайковская Н. Э., Перетятько Н. А., Ширяева Э. И., Ярмолюк Г. И.* Особенности апомиксиса у растений сахарной свеклы с ЦМС // Докл. ВАСХНИЛ. 1979. № 10. С. 19—22. — *Зайковская Н. Э., Ярмолюк Г. И.* Апомиксис у анеуплоидной сахарной свеклы // VII Всесоюз. симпоз. по эмбриологии растений: Тез. докл. Ч. 1. Киев: Наук. думка, 1978. С. 26—28. — *Зосимович В. П.*

Экспериментальный синтез и происхождение вида *Beta trigyna* W. et K. (2n=4) // ДАН СССР. 1938. Т. 80, № 9. С. 707—711. — *Нитше К. Н.*, *Венцель Г.* Гаплоиды в селекции растений. М.: Колос, 1980. 127 с. — *Петров Д. Ф.* Генетические основы апомиксиса. Новосибирск: Наука, 1979. 275 с. — *Сеилова Л. Б.*, *Абдурахманов А. А.*, *Хайленко Н. А.* Эмбриология индуцированного апомиксиса // Цитология и генетика. 1984. Т. 18, № 2. С. 90—92. — *Clei J.*, *Bock T. S. M.* Crosses between *Beta intermedia* Bunge and *Beta vulgaris* L. // Euphytica. 1968. Vol. 17. P. 11—20. — *Filutowicz A.*, *Dalke L.* Mieszance buraka cukrowego (*Beta vulgaris* L.) z *Beta lomatogona* F. et M. // Hod. Rosl. Akl. i Nas. 1972. T. 16, z. 2. S. 856—892. — *Fischer H. E.* Über Vorkommen und Bedeutung verschiedener Genomstufen bei *Beta vulgaris* L. // Der Züchter. 1962. Bd 32, N 7. S. 40—48. — *Hermsen I. G. Th.* Mechanisms and genetic implications of 2x-gamete formation // Iova state J. res. 1984. Vol. 58, N 4. P. 421—434. — *Jassem B.* Badania embriologiczne nad mieszancami buraka cukrowego z gatunkiem *Beta lomatogona* F. et M. // Hod. Rosl. Akl. i Nas. 1972. T. 16, z. 6. S. 549—558. — *Jassem B.* Embryology and genetics of apomixis in the section *Corollinae* of the genus *Beta* // Acta Biol. Cracovensia, Ser. Botanica. 1976. Vol. 19. P. 151—172. — *Jassem B.*, *Jassem M.* Embriologia tetraploidnych mieszancow miedzy jednonasiennym burakiem cukrowymi *Beta lomatogona* F. et M. // Hod. Rosl. Akl. i Nas. 1969. T. 13, z. 3. S. 257—265. — *Levan A. A.* A haploid sugar beet after colchicine treatment // Hereditas. 1945. Vol. 37. P. 339—410.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 29 II 1988.

УДК 582.738 (575.3

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

Р. В. Камелин, Н. Д. Токмачева, А. Халимов

CALOPHACA GRANDIFLORA (*FABACEAE*) В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ПРИДАРВАЗЬЯ

R. V. KAMELIN, N. D. TOKMATCHOVA, A. CHALIMOV. *CALOPHACA GRANDIFLORA* (*FABACEAE*) IN VEGETATIONAL COVER OF THE DARVAZ REGION

Приводятся сведения о фитоценотических особенностях *Calophaca grandiflora*, фитоценозы которой широко распространены в Придарвазье (Центральный Таджикистан). Классификационная схема сообществ калофаки крупноцветковой этого региона включает 10 ассоциаций и 5 групп ассоциаций, которые кратко характеризуются.

Растительный покров Придарвазья, района междуречья рек Вахш и Пяндж примерно от г. Нурека до долины р. Обиниоу в Западном Дарвазе, в основных чертах типичен для обширного Гиссаро-Дарвазского округа Афгано-Туркестанской (=Горносреднеазиатской) провинции. Но ряд черт его весьма оригинален. Здесь расположен участок реликтовых лесов грецкого ореха, второй по величине после Ферганского, здесь широко развиты редкие фитоценозы шибляка с участием и господством багрянника Гриффита, кривоплодного ясеня, наконец, здесь сосредоточены и фитоценозы с господством или участием *Calophaca grandiflora* Regel.

Calophaca grandiflora — калофака крупноцветковая, волгунец крупноцветковый, кийим или коийин (тадж.) принадлежит небольшому роду бобовых (8—9 таксонов), распространенному от степного Крыма и правобережья Дона до Джунгарии (в пределах КНР) и Южного Памиро-Алая (в том числе в пределах Афганистана), правда, со значительными разрывами в ареале. Бóльшая часть таксонов рода представляет единый комплекс близких рас («комаровский» ряд), но два южнопамироалайских вида (*C. grandiflora* и *C. sericea* B. Fedtsch.) более близки друг другу и резче обособлены от остальных видов прежде всего по более сложным многоцветковым соцветиям, голому флагу. Отличается от всех видов и *C. pskemica* Gorbunova.

Калофака крупноцветковая — самый высокий вид рода, кустарник обычно 1.8—3.5 м высоты, иногда превышающий 4 м, образующий, как правило, густые заросли и активно изменяющий среду сообществ, а часто и господствующий в них. Тем не менее ареал этого вида невелик — от Вахшского хребта и его южных отрогов (гор Сипоктау и Себистон) до низовья р. Обихингоу и петли Пянджа в Южном Придарвазье (хр. Вакмикух, горы Кушваристон), где этот вид переходит Пяндж (но, по-видимому, растет в Афганистане на очень ограниченном участке). На правобережье Вахша, в хр. Сурхо уже растут только переходные формы к *Calophaca sericea* наряду с типичной формой ее, основной ареал которой находится в хр. Газимайлик. Общая площадь ареала составляет примерно 3500 км^2, но и в этих пределах вид встречается не повсеместно, прежде всего — в области распространения красных песчаников и дарвазской неогеновой свиты конгломератов, на маломощных и среднемощных коричневых карбонатных почвах, избегая районов развития лессов и типичных (лесных) коричневых почв. Не заходит этот вид и высоко в массивные горные хребты, встречаясь в среднегорьях примерно от 1000 до 2000 (2200) м над ур. м. В условиях резко расчлененного рельефа Придарвазья заросли калофаки крупноцветковой приурочены преимущественно к крутым склонам долин рек (на III—VI террасах рек), в долине же одной из крупнейших рек Придарвазья — Яхсу — они образуют обширную, хотя местами и прерывающуюся полосу в пределах 1100—1600 м на протяжении почти 35 км. Своих высотных пределов калофака достигает здесь по крутым сухим склонам и обрывам конгломератов, хотя и на этих высотах иногда растет на более мощных почвах в кленовниках с арчой. Сложный рельеф Придарвазья, прежде всего ландшафтов, связанных с каранакской свитой неогеновых конгломератов, способствует сохранению на почти недоступных, огражденных обрывами участках многих ненарушенных человеком сообществ, в том числе и с участием калофаки. Однако в основной полосе развития фитоценозов калофаки влияние человека и его хозяйственной деятельности значительно. Здесь ведется интенсивный выпас скота, особенно в пору весеннего скотопрогона отар овец из южных районов Таджикистана. Гибкость и прочность корней, исключительная прочность на разрыв коры калофаки использовались ранее местным населением как для целей строительства (постройка временных мостов), так и для приготовления грубых веревок и канатов. Несомненно, что некоторый урон зарослям калофаки при этом наносился, но, учитывая легкость семенного возобновления этого кустарника в пределах его ареала, это было незаметно.

Ограниченная площадь ареала калофаки — следствие в первую очередь природных факторов: косной среды и биотических. Среди факторов косной среды, кроме эдафических, упомянутых выше, но пока еще слабо изученных, важную роль играли и климатические факторы. Прежде всего основная часть зарослей калофаки приурочена к теплым участкам долин крупных рек, ориентированных на юг, закрытых с севера достаточно высокими хребтами, но в условиях сложного рельефа Придарвазья перекрытых с юга от иссушающих летних потоков воздуха с жарких долин Куляба и Дангары. Обширные пространства среднегорного, выравненного по высотным отметкам, но сильно расчлененного рельефа Придарвазья во многом исключают инверсионные эффекты зимнего котловинно-долинного застоя холодных масс воздуха. Поэтому теплые долины Придарвазья, где виноград зимует без укрытия (в традиционной таджикской культуре) на высоких деревьях вплоть до 2000—2100 м, характеризуются в первую очередь мягкими зимами. При высоких показателях вегетационных температур чрезвычайно важно то обстоятельство, что районы среднегорья Придарвазья получают и высокие суммы атмосферных осадков (среднегодовые суммы осадков в бассейне Яхсу от 770 (Муминабад=пос. Ленинградский) до 1030 мм (Шугноу)), причем в условиях основной полосы развития калофаки можно ожидать ежегодных сумм осадков от 850 до 1300 мм. Хотя осадки в основном приурочены к осенне-зимне-весеннему периоду, а летом (с середины июня до сентября) они незначительны, калофака в этих условиях успешно проходит весь цикл развития генеративных побегов, прекрасно плодоносит (и возобновляется). Любопытно, что уже с середины июня значительная часть листьев калофаки постепенно завядает и сбрасывается, что свидетельствует о необходимости для этого кустарника значительных запасов влаги в почве (прежде всего в основном корнеобитаемом слое не глубже 150 см). Не менее важными, ограничивающими распространение калофаки факторами были и конкурентные взаимоотношения с более богатой и сложной в доисторическое время древесно-кустарниковой растительностью Придарвазья.

Фитоценозы с участием калофаки, столь широко развитые в Придарвазье, конечно, не могли не обратить на себя внимание ботаников, работавших в этом районе. Впервые их описал Н. Ф. Гончаров (1936). Собственно, описал он лишь одну группировку — арчево-кленовое сообщество с калофакой и желтым шиповником на восточном склоне Вахшского хребта (в бассейне Кызылсу). Но для долины р. Яхсу он отметил обычную здесь калофаково-миндальную группировку, в травяном покрове которой были обильны эфемеры. Н. Ф. Гончаров вместе с Ю. С. Григорьевым и В. А. Никитиным работали в районе в то время, когда он был полностью заселен и освоен, а естественная растительность сохранялась лишь по крутым формам рельефа или в участках лесосадовой культуры. В начале 50-х годов бóльшая часть населения района была переселена в зону хлопководства, пашни и лесосады были заброшены, большинство кишлаков разрушено, весь район стал прежде всего территорией пастбищной (в основном для крупного рогатого скота), лишь в лесосадах и садах кишлаков лесхозами проводился сбор фруктов и ореха. В конце 50-х—начале 60-х годов здесь немало поработали таджикские ботаники под руководством В. И. Запрягаевой. В. И. Запрягаева, М. И. Исмаилов и Р. В. Камелин описали здесь и значительное число группировок с участием калофаки, данные о которых были частично опубликованы (Исмаилов, 1971; Запрягаева, 1976). В работе Исмаилова была приведена первая фитоценологическая классификация калофашников, которые были разделены на девясилово-разнотравные, бородачево-разнотравные и ячменно-разнотравные (по эдификаторам травяных ярусов сообществ). Здесь же были приведены и описания кленовника с участием *Calophaca grandiflora* и группировки *Cercis griffithii* с участием калофаки. В монографии Запрягаевой было описано уже 9 синтаксонов калофашников: югановые с миндалем бухарским, югановые с багрянником, югановые с кривоплодным ясенем, югановые с фисташкой, ячменные, эфемеровые, разнотравные с кленом туркестанским, с экзохордой, разнотравные с карaарчой, причем специально были отмечены тополого-сукцессионные ряды калофашников с фрагментами широколиственных лесов и калофашников с фрагментами термофильных арчевников. Основная же часть калофашников, специально не названная, по-видимому, рассматривалась как единый блок ценозов типичного шибляка. Возобновив в 1977 г. исследования растительного покрова Придарвазья, авторы настоящего сообщения, естественно, не могли обойти вниманием группировки калофаки, особенно в менее доступных участках долины р. Яхсу и в бассейне р. Обиниоу. Описание этих группировок и повторные описания ценозов калофаки в ранее описанных массивах (например, на склонах к долине р. Яхсу между кишлаками Новабад и Буйтокабад) показали к тому же, что в сложившихся в настоящее время условиях хозяйственной деятельности калофашники, как и весь растительный покров района, претерпевают существенные изменения. Все это и послужило причиной нашего специального исследования одного из оригинальных элементов растительного мира Придарвазья — фитоценозов калофаки крупноцветковой.

Сообщества с господством *Calophaca grandiflora* в пределах 1000—2200 м над ур. м. участвуют в сложении растительного покрова двух основных высотных выделов растительного покрова Придарвазья — чернолесья с фрагментами шибляка (который ныне находится в стадии восстановительных смен) и полосы контакта чернолесных и отчасти шибляковых ценозов (по южным экспозициям) с нижней полосой пояса арчевников и крупнотравных полусаванн (сильно деградировавшего в условиях Придарвазья). Восстанавливая картину поясности в доисторическое время, возможно представить в нижней из этих полос на высотах от 1000 до 2000 м сложную картину преимущественного развития фитоценозов различных типов леса: на платообразных водоразделах и в долинах рек с господством лесов грецкого ореха, в том числе сомкнутых, а на эродированных участках и по сухим склонам южной и восточной экспозиций — с элементами единой сукцессионной системы прашибляковых ценозов сложного состава — от первопоселенцев на эрозионных формах рельефа — багрянника (осыпи), бухарского миндаля, сумаха — через сложные ценозы полидоминантных сообществ из шибляковых и чернолесных видов до субклимаксовых в этих условиях группировок каркаса кавказского с грушами таджикской и Коржинского, а также (на высотах свыше 1500 м) клена туркестанского и арчи зеравшанской. Кроме того, в нижней полосе в поймах рек широко были развиты сложные комплексы тугайных и пойменногорнолесных видов — леса из двух-трех видов тополя и ясеня (*Fraxinus sogdiana*), а также первичные облепихово-ивовые заросли и лоховые (*Elaeagnus angustifolia*) тугаи. Возможно, что в долинах некоторых рек Придарвазья были развиты и пойменные леса из *Platanus orientalis* (прежде всего в нижней части долины Обиниоу). На мощных конусах выноса рек богато были представлены и гранатовые заросли, и группировки инжира, и сложные сообщества с участием такого характерного элемента, как *Sophora* (*Keyserlingia*) *mollis*. Доисторическим климаксом в сукцессионной системе шибляка могли быть леса из *Quercus baloot*, ныне исчезнувшие. В полосе контакта чернолесья и прашибляка с поясом арчевников на высоте свыше 2200 м большую роль играли богатые лесные сообщества с согосподством клена и арчи при участии кривоплодного ясеня — *Fraxinus raibocarpa*, древовидных видов рода *Lonicera* (и ныне в этой полосе встречаются деревья *Lonicera nummulariifolia* до 8—12 м выс.), *Sorbus persica* и богатым подлеском. Сам пояс арчевников был, несомненно, более мощно развитым, включал не менее двух видов древовидной арчи, представленных в сериях сообществ как ксерофитного склада (трагакантниковые, остепненно-трагакантниковые), так и мезофитного (субнеморального) склада, занимавших большую часть площадей, ныне покрытых однообразными сообществами с господством *Ferula kuhistanica* Korov. (=*F. jaeschkeana* auct.).

Деятельность человека сильно изменила (может быть, даже разрушила) обе высотно-поясные системы, в которых обитает калофака. По-видимому, в доисторическое время калофака, как и два древовидных вида караган — *Caragana turkestanica* Kom. и *C. prainii* C. K. Schneid., были компонентами средних стадий вековых смен в ценозах прашибляка, а в историческое время из-за разрушения конечных стадий этих смен (в первую очередь лесов из *Celtis caucasica*) главным образом путем распашки, фитоценозы калофаки приобрели самостоятельное значение. Но и ныне это — сообщества серийные, хотя и длительно-производные, а также объединяющие сообщества более ксерофильных и низкогорных вариантов шибляка и более мезофильных, хотя и ксерофилизированных и существенно деградированных вариантов чернолесья.

Это положение сообществ калофаки заметно сказывается на составе (прежде всего флористическом) и структуре сообществ. Всего в сообществах калофаки, по-видимому, обитает несколько более 300 видов (в том числе более 35 видов деревьев и кустарников). Выявить более полно флористический состав калофашников пока невозможно как по причине отсутствия в описаниях видов ранневесенних синузий геоэфемероидов и ранних эфемеров, так и потому, что многие более редкие ценозы калофашников в бассейне р. Кызылсу могут дать еще значительную прибавку видов. Поэтому при анализе сообществ типичных калофашников пока можно отметить лишь некоторые важнейшие черты флористического состава сообществ. Калофашники в целом — сообщества бедного флористического состава или, в редких случаях, с разнообразием его, средним для сообществ шибляка. Ни один из видов, кроме эдификатора, не свойствен только калофашникам.

Все сообщества, в которых доминирует калофака, представляют собой почти полностью сомкнутые сообщества с высокой полнотой (от 0.6 до 0.9) яруса, образованного эдификатором. Средняя высота этого яруса около 2—3 м, кроме эдификатора в нем могут участвовать от 1 до 5 видов кустарников (чаще всего — крупная *Rosa divina*, *Lonicera korolkovii*, виды *Cotoneaster*, *Berberis heterobotrys*). В значительной части сообществ мы находим в этом ярусе и угнетенные деревца *Amygdalus bucharica*, но еще чаще мы видим в них слабо выраженный верхний ярус из старых и угнетенных деревьев миндаля до 4—5 м выс., а иногда на менее смытых почвах и крупные деревца *Crataegus pontica*, реже *Acer regelii*. Клен Регеля также обычно угнетен в густых сообществах калофаки, но *Crataegus pontica* и реже встречающийся *Celtis caucasica* почти всегда в хорошем состоянии. В просветах, на полянах, где сомкнутость *Calophaca grandiflora* невелика, нередки *Colutea hybrida*, *Rosa divina*, *R. ovczinnikovii*, низкая *R. ecae*, *Ephedra equisetina*, достигающая здесь до 1.5 м выс., а иногда и *E. ciliata* своеобразной ампельной формы, реже — в виде лиановидного кустарника. Фисташка участвует в сообществах *Calophaca* реже, на более низких высотах.

Травяной покров в калофашниках весьма разнообразен. Преобладают в большинстве случаев в нем крупные эфемероидные травы, образующие крупнотравный ярус — *Inula macrophylla*, *Prangos pabularia*, *Hordeum bulbosum*. Обычно они встречаются вместе, хотя в разных сообществах доля их неодинакова. Из них только *Inula macrophylla* может расти и в густой сомкнутой заросли калофаки, *Prangos pabularia* и *Hordeum bulbosum* занимают обычно поляны, места свежей эрозии. Для современного периода развития калофашников в бассейне Яхсу и отчасти в бассейне Обиниоу типично вхождение в группировки *Glycyrrhiza glabra*, растущей в этих условиях как в местах разрежения зарослей, так и в самих зарослях, где побеги солодки достигают почти 2-метровой высоты. Вместе с девясилом и солодкой в зарослях обычны *Scabiosa songarica*, *Eremurus stenophyllus*, *Elaeosticta hirtula*, *Cousinia radians*, *C. pulchella*, *Eryngium incognitum*, *Galagania fragrantissima*, в ряде случаев *Eremostachys arctiifolia*, *E. alberti*, *E. baldshuanica*, *Erigeron khorassanicus*.

В условиях неполносомкнутого полога эдификатора (при полноте его (05)06—08) кроме верхнего крупнотравного яруса развивается обычно еще два в разной степени сомкнутых яруса — ярус низких эфемероидов и эфемеров (*Poa bulbosa*, *Bromus oxyodon*, *Anisantha tectorum*, *Gentiana olivieri*, а также *Bromus danthoniae*, *Aegilops triuncialis*, *Carex turkestanica* и др.) и ярус многолетников — поликарпиков и поликарпиков с каудексом (*Dactylis glomerata*, *Hypericum scabrum*, *Ziziphora pedicellata*, *Ajuga turkestanica*, *Salvia sclarea*, *S. virgata*, *Haplophyllum perforatum*, *Phlomis fruticetorum*, *Galium verum*, сорные *Centaurea squarrosa*, *Cousinia microcarpa* и др.). В ряде случаев в неполносомкнутых калофашниках значительную роль играет *Botriochloa ischaemum* — крупнодерновинный злак с поздним развитием генеративных побегов, цветущий и плодоносящий после завершения развития и отмирания эфемеров. В полносомкнутых калофашниках в тени кустов всегда развиваются более тенелюбивые травы — *Lepyrodiclis holosteoides*, *L. stellarioides*, *Ranunculus tenuilobus*, в том числе многие тенелюбивые эфемеры — *Arabis auriculata*, *Veronica cardiocarpa*, *V. intercedens*, *Drepanocaryum sewerzowii*, *Galium aparine*, *G. spurium*, *Acanthocephalus benthamianus*, а в особо густых сообществах и *Impatiens nevskii*, *Geranium divaricatum*. Относительно более редки полносомкнутые неморальноразнотравные калофашники (с *Poa nemoralis*, *Polygonatum sewerzowii*, *Dictamnus tadshikorum*, *Lepto-*

rhabdos parviflora как в пологе калофаки, так и на прогалинах). К сожалению, достоверных данных о ранневесенних синузиях в калофашниках мы пока не имеем, хотя совершенно очевидно, что роль их в сообществах велика.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что сообщества калофаки сходны со многими другими сообществами среднеазиатского шибляка и по флористическому составу, и по структуре. Здесь также велика роль крупнотравья эфемероидного ритма развития и эфемеров. Здесь также есть свита омброфильных «подкроновых» видов. Отличает их от других сообществ среднеазиатского шибляка лишь широкое вхождение во все сообщества крупного злака *Dactylis glomerata* и некоторых других видов, свойственных полосе контакта шибляка и чернолесья, что вполне объяснимо положением этих сообществ в высотном ряду. Резкое отличие калофашников — почти полное отсутствие в них *Carex pachystylis*.

Предлагаемая ниже классификационная схема калофашников Придарвазья построена на описаниях, выполненных авторами, и относится к небольшому району: от среднего течения р. Обиниоу до левобережья р. Яхсу. Растительные сообщества изучались в 2 периода: середина мая и середина июня—конец июля, поэтому описания отражают состав поздневесенних и летне-осенних синузий. Размеры пробных площадей колеблются от 100 до 150 м^2. Сообщества *Calophaca grandiflora* располагаются на горных склонах, крутизна которых колеблется от 25 (30) до 40°. Почвы — коричневые карбонатные, со смытым гумусовым горизонтом; по механическому составу — от мелкоземисто-мелкощебнистых до щебнисто-каменистых.

Ассоциации или типы сообществ в созданной классификации отличаются друг от друга по содоминантам травяного и древесно-кустарникового ярусов, а также по определенному набору дифференциальных видов. По доминантам травостоя ассоциации объединяются в 5 групп ассоциаций.

I. Эфемеровые калофашники с бояркой (*Crataegus pontica*), миндалем (*Amygdalus bucharica*), багрянником (*Cercis griffithii*), экзохордой (*Exochorda albertii*). Распространены на высотах 1200—1600 м склонов Ю-ЮЗ экспозиций. Характерна заметная роль эфемерных злаков: *Aegilops tauschii*, *Taeniatherum asperum*; бородача (*Botriochloa ischaemum*), наличие, но невысокое обилие эфемероидного крупнотравья. В эту группу ассоциаций входят калофашники, названные Исмаиловым (1971) бородачевыми и ячменными.

Сомкнутость древесно-кустарникового яруса эфемеровых сообществ с *Calophaca grandiflora* составляет около 0.5. В состав названной группы ассоциаций входят 4 ассоциации.

1. Разнотравно-эфемеровый калофашник с багрянником (*Cercis griffithii*). Данные сообщества распространены на наиболее низких высотах (1200 м) и сменяют группировки *Cercis griffithii* и *Ampelopsis vitifolia*, типичные для галечников речных террас. Поэтому особенности ценозов обусловлены близостью пионерных группировок. Наличие разнотравья петрофильного характера (особенно представителей семейства губоцветных) связано с каменистой поверхностью. Злаки и крупнотравье играют минимальную роль в сложении сообществ. Дифференциальные виды: *Salvia sclarea*, *Ajuga turkestanica*, *Oryganum tyttanthum*, *Pimpinella korovinii*. Общее проективное покрытие травостоя 80—90 %.

2. (Юганово)-бородачево-луковичномятликово-эфемеровый калофашник с миндалем (*Amygdalus bucharica*). Полное отсутствие *Inula macrophylla* — отличительная черта подобного злаково-эфемерового типа сообществ. Дифференциальные виды: *Parentuccelia flaviflora*, *Silene baldschuanica*, *Onobrychis laxiflora*, *Medicago transoxana*. Проективное покрытие 95—100 %. Среднее число видов в ценозах 40.

3. (Девясилово)-бородачево-солодково (*Glycyrrhiza glabra*) эфемеровый калофашник с бояркой (*Crataegus pontica*). Дифференциальные виды: *Medicago minima*, *Pimpinella puberula*, *Galium nupercreatum*, *Convolvulus lineatus*, *Diarthron*

ТАБЛИЦА 1

Крупнотравные или (юганово)-девясиловые калофашники

Виды растений травяного яруса	Ассоциации			
	луковичномятликово-ячменно-юганово-девясиловая	ячменно-ежово-девясиловая	неморально-разнотравно-девясиловая	разнотравно-клематисолистно-ферулово-девясиловая
Inula macrophylla	+	+	+	+
Prangos pabularia	+	+	+	
Hordeum bulbosum	+	+		
Dactylis glomerata		+		
Poa bulbosa	+			
Bongardia chrysogonum	+	+	+	+
Gentiana olivieri	+	+	+	+
Elaeosticta hirtula	+	+	+	+
Ranunculus tenuilobus	+	+	+	+
Galium spurium	+	+	+	+
Gagea gageoides	+	+	+	+
Scabiosa songarica	+	+	+	
Galagania fragrantissima	+		+	+
Valerianella kulabensis	+	+	+	+
Veronica intercedens	+	+	+	+
Eremurus bucharicus	+	+		
Astragalus mirabilis	+	+		
Acanthocephalus amplexifolius	+	+		
Hypericum perforatum	+	+		
Scilla puschkinioides	+	+		
Veronica hederifolia	+	+		
Arenaria serpyllifolia	+	+		
Cousinia radians	+			
Eryngium incognitum	+			
Galium tricornutum	+			
Anemone bucharica	+			
Iris stolonifera		+		
Allium darvasicum		+		
Astragalus quisqualis		+		
Polygonatum sewerzowii		+	+	+
Impatiens nevskii			+	+
Solenanthus circinnatus	+		+	+
Alliaria petiolata		+	+	+
Eremostachys alberti			+	+
Asyneuma argutum		+	+	+
Galium pamiroalaicum			+	
Drepanocaryum sewerzowii			+	
Poa nemoralis			+	
Dictamnus tadschikorum			+	
Ferula clematidifolia				+
Tulipa subquinquefolia				+
Elaeosticta ferganensis				+

Примечание. В таблице указаны виды с большой встречаемостью и дифференциальные виды. Общее число видов в крупнотравных калофашниках 70.

vesiculosum. Наиболее богатый по флористическому составу тип сообществ в группе, среднее число видов 74. Проективное покрытие 85—90 %.

4. Юганово-разнотравно-эфемеровый калофашник с *Exochorda alberti*. Дифференциальные виды: *Bunium persicum*, *Eremurus bucharicus*. Проективное покрытие 70—80 %. Возобновление *Calophaca grandiflora* многочисленное и разновозрастное. В эфемеровой группе калофашников хорошо прослеживается, как смена содоминантов древесно-кустарникового яруса приводит к изменению состава и структуры травостоя.

II. (Юганово)-девясиловые (реже девясилово-югановые) или крупнотравные калофашники. Обычны на высотах 1300—2000 м склонов С, СЗ, СВ, реже Ю экспозиций. Высотный предел распространения этой группы ассоциаций выше, чем у первой группы. Крупнотравные сообщества характеризуют растительность так называемых «условных плакоров». Их можно считать основными для формации по размерам занимаемой площади. В травяном ярусе — господство крупнотравья, особенно *Inula macrophylla.*

Prangos pabularia играет менее значительную роль или же отсутствует полностью. Сомкнутость древесно-кустарникового яруса составляет 0.7—0.9. В группе насчитывается 4 ассоциации (табл. 1).

1. Луковичномятликово-ячменно-юганово-девясиловый калофашник с кустарниками (*Rosa divina*, *Lonicera korolkovii*, *Cotoneaster subacuta*, *Berberis heterobotrys*). Тип сообществ, наиболее обычный для средних высот (1500—1700 м). Дифференциальные виды: *Cousinia radians*, *Eryngium incognitum*, *Galium tricornutum*, *Anemone bucharica.*

2. Ячменно-ежово-девясиловый калофашник (*Hordeum bulbosum*, *Dactylis glomerata*). Сообществам ассоциации свойственны большая сомкнутость древесного яруса (до 0.9) и, как следствие, хорошее развитие *Carex turkestanica* (покрытие в пятнах до 10 %) при общем проективном покрытии травяного яруса 100 %. Дифференциальные виды: *Iris stolonifera*, *Astragalus quisqualis*, *Allium darvasicum.*

3. Неморально-разнотравно (*Polygonatum sewertzowii*, *Impatiens nevskii*)-девясиловый калофашник. *Exochorda alberti* — чаще всего встречающийся содоминант кустарникового яруса. Роль *Prangos pabularia* крайне незначительна. Дифференциальные виды: *Galium pamiroalaicum*, *Drepanocaryum sewertzowii*, *Poa nemoralis*, *Dictamnus tadschikorum.* Проективное покрытие 80—90 %.

4. Разнотравно-(клематисолистно)-ферулово-девясиловый калофашник отличается заметным участием *Ferula clematidifolia*, но как чистый доминант ферула в этом типе сообществ не встречается. Разнотравье сходно по составу с предыдущим типом. Проективное покрытие 80—90 %.

III. Феруловые калофашники. Феруловая группа представлена всего лишь одним типом сообществ — эфемероидно-осочково-ячменно-феруловый калофашник (*Eremurus stenophyllus*, *Bongardia chrysogonum*, виды рода *Gagea*, *Carex pachystylis*). Доминант — *Ferula kokanica* — значительно превосходит по обилию и проективному покрытию остальные виды. Феруловые калофашники замещают юганово-девясиловые на каменистых и щебнистых участках склонов Ю экспозиции на высотах 1800—2000 м, т. е. служат петрофитным вариантом крупнотравных калофашников. *Inula grandis* и *Prangos pabularia* практически отсутствуют. Из эфемероидов особенно велика роль *Eremurus stenophyllus.* В состав кустарникового яруса входят *Cotoneaster insignis*, *Lonicera nummulariifolia*, *Rosa ecae* и др. *Calophaca grandiflora* прекрасно возобновляется в подобных сообществах. На пробной площади 10×10 м нами отмечалось 30 молодых особей калофаки высотой до 1 м. Проективное покрытие травостоя 85—90 %.

IV. Эфемероидно-разнотравные калофашники с арчой (*Juniperus seravschanica*) мы рассматриваем как самостоятельную группу ассоциаций в связи с отсутствием крупнотравья в травостое, участием арчи в древесно-кустарниковом ярусе и исключительной ролью эфемероидного разнотравья (*Anemone tschernjaewii*, виды рода *Gagea*, *Scilla puschkiniodes*, *Crocus korolkovii*, *Bongardia chrysogonum*). Калофашники подобного типа вряд ли стоит дробить при классификационных построениях на отдельные ассоциации, так как они достаточно однородны по составу и структуре. Флористический состав сообществ этой группы обычно беден, максимум видового разнообразия приходится на весенний период (до 30 видов). Из кустарников чаще других встречается *Berberis heterobotrys.* Распространены данные ценозы на высоте 1600—1800 (2000) м. Сомкнутость древесно-кустарникового яруса 0.6—0.7. Проективное покрытие травостоя 60 %.

V. Трагакантовые калофашники. Особая редкая группа со свитой трагакантникового арчевника. Характерный признак — стелющаяся форма роста *Calophaca grandiflora* (выс. 50—100 см). Качественное разнообразие данной группы, а также высотные пределы распространения калофашников окончательно не выяснены. В настоящее время нами описана и выделена одна ассоциация: эфемероидно-ревенево-колючеастрагаловый калофашник (*Astragalus pycnanthus*, *Rheum maximowiczii*, *Eremurus stenophyllus*, *Bongardia chrysogonum*, *Juno bucharica*, *Poa bulbosa*). Занимает щебнисто-каменистые гребни и верхние части крутых склонов Ю, ЮЗ экспозиции на высоте 2000 м. Сомкнутость кустарникового яруса невелика — 0.3—0.4; кроме собственно калофаки обычно присутствует *Rosa ecae*. Проективное покрытие травостоя 30 %, характер распределения по площади — групповой. Дифференциальные виды: *Colchicum luteum*, *Rheum maximowiczii*, *Hypericum scabrum*, *Corydalis ledebouriana*.

Таким образом, вышеописанные группы ассоциаций можно представить как своеобразный высотный ряд в диапазоне произрастания *Calophaca grandiflora*: эфемеровые калофашники (1200—1600 м) → крупнотравные: югановодевясиловые (1300—2000 м) и феруловые (1800—2000 м) → эфемероидноразнотравные (1600 (1800)—2000 м) → трагакантовые (около 2000 м).

Приведенные данные по составу калофашников позволяют более точно охарактеризовать их положение в общей сукцессионной системе растительности полосы контакта шибляка и чернолесья Придарвазья (табл. 2).

В горных странах, подобных Придарвазью, основные климатические показатели изменяются, хотя и медленно. Эти изменения связаны с орогенезом, имеющим в исследуемом районе важные особенности — здесь продолжают интенсивный подъем массивные горы, в то время как долины низких уровней и низкогорья бортов Таджикской депрессии постепенно опускаются. В этих условиях тенденция развития климата различна в разных частях района — долины и часть низкогорий теплеют и иссушаются, а в высокогорьях и части среднегорий годовые суммы осадков должны устойчиво возрастать (в связи с перехватом хребтами западных влажных масс средиземноморского переноса). Однако эти изменения не только чрезвычайно медленны, но и осложнены различными по продолжительности циклами чередования влажных и сухих, теплых и более холодных отрезков времени. В среднегорьях с длительными периодами летней засухи, к которым и принадлежит Придарвазье, многовековые циклы климатических изменений, по-видимому, значительно сильнее влияют на сукцессии растительности, чем длительное постепенное и направленное изменение климата. В частности, в периоды с относительно более влажным летом создаются условия для интенсивного проникновения в ценоз шибляка на субплакорах элементов чернолесья, в то время как по резким формам рельефа позиции шибляка укрепляются, хотя качественный состав его меняется. И здесь мы вплотную подходим к едва ли не важнейшим в регионе природным факторам, организующим сукцессии растительности. Природные процессы в среднегорьях Придарвазья характеризуются постоянным эрозионным и сейсмогенным обновлением ландшафтов, подвижностью ландшафтных смен. Связано это и с особенностями орогенеза, отмеченными выше, и с постоянно углубляющимися уровнями базиса эрозии русел горных рек, с легкостью размыва дарвазских конгломератов, которые залегают здесь толщей, совершенно исключительной по мощности, и с обилием осадков в весенне-раннелетний период. Все это наряду со вторичными явлениями высокой сейсмичности региона, подъемом в результате разнонаправленных движений отдельных участков ранее низко расположенных лессовых плато и ярко выраженными биогенными восстановительными процессами формирует в районе специфические постоянно обновляющиеся формы рельефа. С развитием последнего, с процессами восстановления зональных типов почв в условиях постоянного обновления рельефа и связаны в Придарвазье основные направления сукцессий растительного покрова.

ТАБЛИЦА 2

Положение калофашников в системе сукцессионных рядов полосы контакта шибляка и чернолесья Придарвазья

Высотные границы пояса, м над ур. м.	Годовое количество осадков, мм в год	Зональный тип почв	Сукцессионные ряды растительности на разных стадиях развития ландшафта		
			эрозионные ландшафты	формирующиеся среднегорные ландшафты	зрелые ландшафты среднегорья
1000—1400 (1500)	750—800	Коричневые карбонатные (в особо благоприятных условиях — с остаточной карбонатностью)	Пионерные стадии шибляка: миндальники, сумашники, багрянники, эфемеретум	Шибляк с фрагментами чернолесья: внедрение калофаки → калофашники девясиловые ↓ калофашники эфемеровые → калофашники бородачево-эфемеровые →	Калофашники с каркасом → каркасники с грушами и кленом Регеля
1500—2000 (2200)	900—1200	Коричневые типичные (в благоприятных условиях — чернобурые ореховых лесов)	Петрофитные варианты шибляка, реже крупнотравные ценозы с *Prangos pabularia*	Чернолесье с фрагментами шибляка: внедрение калофаки → калофашники девясиловые → калофашники бородачево-эфемеровые → ↓ калофашники с кленом туркестанским (неморальные) →	1. Сложные ценозы шибляка с кленом и каркасом 2. Кленовники и кленово-арчевники; 3. Орешники
2200—2400	1500	Коричневые лугово-лесные	Первичные петрофильные арчевники; трагакантники	Арчевники (калофашники с арчой и трагакантами)	Кленово-арчевники

Они поддерживаются прежде всего наличием здесь значительного числа вариантов пионерного освоения растительностью эродированных участков рельефа — многообразием начальных фаз сингенеза, связанным с присутствием многочисленных элементов шибляка, способных самостоятельно заселять эродированные склоны — миндаля бухарского, сумаха, багрянника, видов курчавки, многочисленных эфемеров и эфемероидных монокарпиков, а также эфемероидного крупнотравья. Более того, в условиях Придарвазья в качестве пионеров эрозиогенного сингенеза могут выступать и мезофильные кустарники, и арча (на конгломератах), и даже грецкий орех (в условиях ландшафта лессовых плато) (Запрягаев, 1937). Развитие в регионе группировок калофашников способствует достаточно быстрому прохождению и промежуточных, сменяющих пионерные, стадий развития растительности, причем с возможностью дальнейшего развития как по шибляковому ряду (переход в пределах высот до 1500—1600 м к каркасникам, а на более высоких уровнях — к полидоминантным ценозам с участием *Fraxinus raibocarpa*, экзохорды и т. д.), так и по чернолесному (неморальному) ряду через неморальные калофашники с кленом или разнокустарники к кленовникам и далее — на более низких высотах — к орешникам, а на более высоких отметках — к кленово-арчевникам. Разумеется, что смены проходят в основном не по вертикальному ряду поясности, а горизонтально в связи со значительными погодичными изменениями сумм и ритма осадков. Эта генеральная схема развития до субклимаксовых, а в пределах лессовых плато на выс. 1700—1900 м до климаксовых сообществ орешников, как мы уже указывали, была резко нарушена деятельностью человека. Однако в последние 25—30 лет восстановительные смены, в том числе и через калофашники, постепенно преобразуют растительность Придарвазья. Яркими примерами могут служить загущение вторичных понтийско-боярковых «полусаванн» (залежей с оставленными как на межах, так и среди пашен деревцами *Crataegus pontica*, использовавшегося как плодовое), расширение их площадей на более поздние залежи, наблюдаемое ныне интенсивное возобновление каркаса в калофашниках, а в ряде случаев и смена калофашников каркасниками (например, на левобережье р. Яхсу близ Новабада).

Таким образом, роль калофашников как промежуточных стадий сукцессий растительности полосы контакта шибляка и чернолесья в районе Придарвазья чрезвычайно велика. В Восточном Гиссаре, в западной части хр. Петра Первого аналогичную роль играет экзохорда, участвующая и в нашем регионе в большом числе промежуточных стадий сукцессий, главным образом по чернолесному ряду. В Центральном Гиссаре аналогов этим видам нет, там промежуточные стадии сукцессий идут через смешанные ценозы шибляковых и чернолесных видов с *Acer regelii* — в неморальном ряду, а в шибляковом ряду длительно обособляются почти монодоминантные ценозы миндаля или фисташки, которые вследствие особых условий эрозии на гранитоидах только при длительном существовании постепенно могут преобразоваться в ценозы прашибляка с каркасом.

Все вышесказанное, даже при учете двойственной роли калофашников в растительном покрове Придарвазья, подтверждает уже утвердившееся мнение ботаников (Овчинников, 1957; Исмаилов, 1971; Запрягаева, 1976; Камелин, 1973, 1979), что основная часть сообществ *Calophaca grandiflora* входит во флороценотип восточно-средиземноморских ксерофильных лесов, редколесий и кустарников (шибляка). Однако есть некоторый смысл и в сравнении сообществ *Calophaca grandiflora* с сообществами второго вида рода, играющего видную роль в растительном покрове — *Calophaca soongorica* Kar. et Kir. (=*C. howenii* Schrenk). Формация *Calophaca soongorica*, описанная Е. Ф. Степановой (1962), эндемична для западной части и южного макросклона хр. Тарбагатай и его предгорий. Состав и структура их типичны для сообществ флороценотипа степных кустарников. При высокой сомкнутости кустарникового яруса, в котором кроме эдификатора участвует ряд других кустарников, в травяном покрове представлен комплекс синузий дерновинных степных злаков, в том числе 2—3 вида ковыля с некоторым количеством степного разнотравья и разнотравья лесостепной и даже светлохвойно-лесной природы, а также некоторое количество кустарников и полукустарничков и даже крупнотравья. Всего в майкараганниках (названных так по казахскому названию вида рода) зарегистрировано 110 видов. Кроме того, *C. soongorica* в качестве субэдификатора выступает в сообществах с господством эндемичного для Тарбагатая *Amygdalus ledebouriana* Schlecht. из группы степных видов рода, в сообществах *Spiraea hypericifolia*, *Caragana frutex*, *Rosa spinosissima*, а также в полидоминантных сообществах степных и мезофильных кустарников (аналогов среднеазиатских разнокустарников). Замечательно, что во всех сообществах с большой ролью *Calophaca soongorica* встречается значительное число видов среднеазиатских, находящих здесь северную границу распространения (*Inula grandis*, *Alcea nudiflora*, *Scabiosa songarica*, *Astragalus sieversianus*, *Haplophyllum perforatum*, *Hypericum scabrum*, *Botriochloa ischaemum*, *Asparagus neglectus*, *Heteropappus canescens* и др.).

Учитывая то обстоятельство, что викарные *C. soongorica* расы довольно широко представлены в растительном покрове Западного Тянь-Шаня, а одна из них даже известна для Южного Памиро-Алая, к тому же в Западном Тянь-Шане представлен и викарный тарбагатайскому эндемику *Amygdalus petunnikovii* Litv., следует определенно считать значительную общность видов майкараганников и калофашников свидетельством общности филоценогенеза среднеазиатского шибляка и наиболее оригинальных формаций степных кустарников, широко развитых и в горах Средней Азии (Камелин, 1979). По-видимому, интересно в этой связи изучение сохранившихся еще фрагментов фитоценозов с участием *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC., сравнение их как с ценозами майкараганников, так и с недостаточно изученными еще сообществами среднеазиатского шибляка с участием разных видов рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров Н. Ф. Очерк растительности Центрального Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 230 с. — *Запрягаев Ф. Л.* Древесная и кустарниковая растительность Таджикистана // Сов. ботаника. 1937. Т. 6. С. 70—95. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976. 595 с. — *Исмаилов М. И.* Древесная и кустарниковая растительность юго-западных отрогов Дарвазского хребта // Учен. зап. Тадж. гос. ун-та. 1971. Т. 3. С. 3—192. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 117 с. — *Овчинников П. Н.* Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 9—20. — *Степанова Е. Ф.* Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. 433 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1988.

УДК 581.44 : 581.526.42 (470.343)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

П. А. Соколов, Э. В. Шестакова, В. А. Закамский

БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ ЛИПОВО-СНЫТЕВЫХ БЕРЕЗНЯКОВ В УСЛОВИЯХ МАРИЙСКОЙ АССР

P. A. SOKOLOV, E. V. SHESTAKOVA, V. A. ZAKAMSKY. BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF HERBACEOUS PERENNIALS IN BIRCH FORESTS WITH LIME AND COMMONGOUTWEED IN THE AREA OF THE MARI AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC

В изученных лесных сообществах в образовании травяного покрова и в создании фитомассы основными являются симподиально нарастающие виды с моноциклическим типом развития побегов. Период обновления симподиально нарастающих многолетников может быть 1 год (58 % видов), 2 года (21 % видов) и 3—4 года (21 % видов). По сравнению с луговыми многолетниками здесь увеличивается число видов с двулетними и многолетними побегами. Скорость процесса обновления определяется ритмом развития каждого из видов растений. Годичный цикл большинства травянистых многолетников начинается весенним развертыванием боковых и верхушечных почек. Пройдя через ряд фаз развития, побеги травянистых многолетников завершают цикл развития в течение одного или нескольких лет, оставляя после себя вегетативное и семенное потомство. Эти закономерности возобновления и ритма развития видов следует учитывать при количественной и качественной оценке продуктивности.

Одной из задач изучения биологической продуктивности растительного покрова является познание законов нарастания и накопления фитомассы. Это связано с особенностями формирования отдельных органов, в частности побегов и всего растения в онтогенезе с учетом сезонной динамики. Биологическая продуктивность в конечном итоге определяется интенсивностью процессов побегообразования и корнеобразования. Изучение хода нарастания массы травостоя невозможно без изучения биологии и морфологии составляющих компонентов, т. е. биолого-морфологического анализа (Борисова, Попова, 1966; Джалилова, 1978). Биолого-морфологический анализ включает в себя оценку: а) способа и ритма ежегодного нарастания или возобновления, б) особенностей цикла развития монокарпических побегов травянистых многолетников.

Целью биолого-морфологического анализа служит выявление ведущих групп видов, ритм развития и прирост которых определяют основную долю продуктивности.

В основу методики положены работы И. Г. Серебрякова (1952, 1959), Т. И. Серебряковой (1956, 1971), А. О. Джалиловой (1978). Проведен подробный биолого-морфологический анализ представителей травяного покрова. Исследовали следующие признаки: 1) начало развития побега из почки; 2) число листьев, структура побега; 3) продолжительность жизни отдельных органов побега, характер и скорость их отмирания; 4) онтогенез побегов растения; 5) тип побега по продолжительности малого цикла — от развертывания почки до отмирания надземной части побега; 6) характер и способ перезимовывания.

Закладку пробных площадей и определение фитомассы надземной части травянистых растений проводили общепринятыми методами. Всего было заложено 8 пробных площадей с древостоем в возрасте от 8 до 62 лет. Для исследования травяно-кустарничкового яруса на каждой пробной площади закладывали по 30 учетных площадок размером 50×50 см. Характеристика пробных площадей березняков липово-снытевых разного возраста приведена в табл. 1 и 2. Почвы дерново-среднеподзолистые, свежие, на покровных суглинках.

Основным признаком, характеризующим морфолого-биологическую структуру компонентов, является способ ежегодного их нарастания или возобновле-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных площадей березняка липово-снытевого

Номер пробной площади	Таксационные показатели								Подрост, тыс. шт на 1 га	Подлесок, тыс. шт на 1 га
	яруса					основного элемента леса				
	класс бонитета	состав	полнота		запас, м^2/га	возраст, лет	высота, м	диаметр, см		
			абсолютная, м^2/га	относительная						
1	I	8Б1Лп1Ос ед. Кл, Ив	3.2	—	17	8	5.3	3.1	27.7	13.3
2	Ia	8Б10с1Лп+Ив, Е ед. С	24.0	1.1	180	24	15.3	12.9	13.8	13.3
3	Ia	6Б40с+Лп ед. Е	22.8	0.9	180	36	17.8	15.8	30.5	5.0
4	Ia	7Б20с1Лп+Е, Д ед. С	26.8	1.0	190	37	17.7	15.6	22.3	6.3
5	Iб	8Б10с1Лп+Е	30.3	1.1	320	39	25.0	18.7	32.6	2.6
6	Ia	9Б1Лп	26.0	0.9	280	51	23.6	17.9	15.2	2.9
7	Ia	9Б1Лп ед. Ос	26.8	0.9	320	51	24.6	20.1	23.1	0.9
8	Ia	8Б1Лп1Ос+Е	24.0	0.8	270	62	26.1	23.2	35.0	2.7

ния (по моноподиальному или симподиальному типу). При моноподиальном типе главная ось растения сохраняется неопределенно долго. Цветоносными становятся лишь боковые побеги, они выходят из пазух чешуевидных или ассимилирующих листьев, обычно однолетние и после цветения целиком отмирают. Из 65 изученных видов 22 возобновляются моноподиально (34 %). Среди них *Veronica officinalis*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Glechoma hederacea*, *Carex pilosa* и др. Большинство растений с моноподиальным типом нарастания относятся к раноцветущим. В мае зацветают *Carex pilosa*, *Paris quadrifolia*, *Oxalis acetosella*, *Viola mirabilis* и др. Продуктивность моноподиально нарастающих травянистых многолетников, как видно из табл. 3, составляет 10—38 % общей фитомассы. При этом наибольшая доля фитомассы, образованной моноподиально нарастающими многолетниками, наблюдается в насаждениях меньшей полноты (1-я и 8-я пробные площади, соответственно 25 и 38 % общей фитомассы). В березняке 8-летнего возраста (пробная площадь 1) моноподиально нарастающие *Veronica chamaedris* и *Fragaria vesca* являются одними из доминантов травяного покрова, в березняке 62-летнего возраста (пробная площадь 8) в числе доминантов моноподиально нарастающие виды *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium.*

По сравнению с луговыми сообществами в травяном покрове исследуемых лесных фитоценозов моноподиально нарастающие травянистые многолетники преобладают как по числу видов, так и по фитомассе. По данным А. О. Джалиловой (1978), в травостое суходольного мелкозлаково-разнотравного луга многолетники с моноподиальным типом возобновления образуют 5—10 % зеленой массы, они составляют 20 % общего числа видов.

Максимальной продуктивностью моноподиально нарастающие растения обладают в мае—июне, в период цветения. Нарастание органической массы начинается весной с развертывания листьев весенней генерации. Зимуют моноподиально нарастающие травянистые многолетники обычно в виде розеток с 1—3 зелеными листьями. Часть видов (*Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*) зимует в виде корневищ и почек.

При симподиальном нарастании надземная часть материнского побега отмирает, а зона возобновления втягивается в субстрат и становится многолетней. Последующее нарастание растительной массы происходит только за счет

ТАБЛИЦА 2

Обилие видов травяного яруса

Вид	Номер пробной площади			
	1	2	3	4
Aegopodium podagraria L.	cop.$_3$ gr.	cop.$_3$ gr.	cop.$_1$ gr.	sp.
Asarum europaeum L.	cop.$_3$	cop.$_2$ gr.	sp.	sp.
Galium odoratum (L.) Scop.	sp.	sp.		
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	cop.$_2$		cop.$_1$ gr.	cop.$_1$ gr.
Carex pilosa Scop.	sp.			sp. gr.
C. praecox Schreb.	sp.			
Chamerion angustifolium (L.) Holub	cop.$_1$			
Convallaria majalis L.	sp.	sp.	sp.	sp.
Dryopteris filix-mas (L.) Schott				
Fragaria vesca L.	cop.$_3$	sol.	sp.	sol. gr.
Glechoma hederacea L.		sp.		cop.$_1$
Luzula pilosa (L.) Willd.	cop.$_2$	sol.	sp.	sol. gr.
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt		sp.	cop.$_1$	cop.$_3$
Mercurialis perennis L.	cop.	sp.		
Oxalis acetosella L.	sol.	sp. gr.	sp. gr.	sp.
Pulmonaria obscura Dumort.	cop.$_2$	sp.	sol.	
Stellaria holostea L.	cop.$_3$ gr.	cop.$_3$ gr.	cop.$_2$ gr.	cop.$_1$ gr.
Veronica chamaedrys L.	cop.$_2$	sol.	sp.	
Viola mirabilis L.	sp.	sp.		sol.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Номер пробной площади			
	5	6	7	8
Aegopodium podagraria L.	cop.$_2$	cop.$_3$	cop.$_2$ gr.	cop.$_1$ gr.
Asarum europaeum L.	cop.$_1$ gr.	cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
Galium odoratum (L.) Scop.	cop.$_1$ gr.	sol. gr.		
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	sp.	sp. gr.		sol.
Carex pilosa Scop.	sol.	sol.		sp. gr.
C. praecox Schreb.				
Chamerion angustifolium (L.) Holub				
Convallaria majalis L.	sp.	sp.	sp.	sp.
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	sol.	sol.	sol.	sol.
Fragaria vesca L.	sol.	sp.	sp.	
Glechoma hederacea L.	sp.			sol.
Luzula pilosa (L.) Willd.	sol.	sp.	sp.	sp. gr.
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	sp. gr.	sp.	sol. gr.	cop.$_1$
Mercurialis perennis L.	sp.	sp.		
Oxalis acetosella L.	cop.$_2$	cop.$_1$	sol. gr.	cop.$_2$
Pulmonaria obscura Dumort.	sp.	sol. gr.	cop.$_1$	sp.
Stellaria holostea L.	cop.$_2$	cop.$_3$ gr.	cop.$_2$ gr.	cop.$_1$ gr.
Veronica chamaedrys L.				sol.
Viola mirabilis L.	sol.	cop.$_1$	sp.	

Примечание. Приводятся виды только с высокой встречаемостью.

боковых почек, корневищ и других органов вегетативного возобновления. Из исследованных видов подавляющее большинство возобновляется симподиально (66 %). Они создают 62—90 % органической массы. Симподиально возобновляются такие доминанты березняков, как *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea* и др. По циклу развития симподиально нарастающие травянистые многолетники делятся на 4 группы (Серебряков, 1952, 1959): 1) с моноциклическими (однолетними) побегами;

ТАБЛИЦА 3

Биолого-морфологические особенности травянистых многолетников

Номер пробной площади	Общее число видов растений	Моноподиальное возобновление		Симподиальное возобновление						Общая фитомасса, г/м²
		число видов растений	фитомасса	растения с моноциклическими и озимыми побегами		растения с дициклическими побегами		растения с полициклическими побегами		
				число видов	фитомасса	число видов	фитомасса	число видов	фитомасса	
1	44	$\frac{13}{29.5}$	$\frac{16.3}{24.5}$	$\frac{18}{58.1}$	$\frac{33.2}{65.9}$	$\frac{8}{25.8}$	$\frac{16.5}{32.7}$	$\frac{5}{16.1}$	$\frac{0.7}{1.4}$	66.7
2	28	$\frac{11}{39.3}$	$\frac{1.9}{9.8}$	$\frac{12}{70.6}$	$\frac{10.5}{60.5}$	$\frac{2}{11.8}$	$\frac{0.3}{1.7}$	$\frac{3}{17.6}$	$\frac{6.6}{37.8}$	19.3
3	26	$\frac{9}{34.6}$	$\frac{2.2}{18.2}$	$\frac{11}{64.6}$	$\frac{2.7}{27.7}$	$\frac{3}{17.7}$	$\frac{2.5}{25.0}$	$\frac{3}{17.7}$	$\frac{4.7}{47.3}$	12.1
4	28	$\frac{11}{39.3}$	$\frac{3.0}{20.1}$	$\frac{11}{64.6}$	$\frac{2.4}{19.8}$	$\frac{2}{11.8}$	$\frac{5.3}{44.4}$	$\frac{4}{23.6}$	$\frac{4.3}{35.8}$	15
5	27	$\frac{9}{33.3}$	$\frac{3.1}{18.2}$	$\frac{10}{55.5}$	$\frac{4.9}{35.2}$	$\frac{5}{27.8}$	$\frac{5.3}{37.8}$	$\frac{3}{16.7}$	$\frac{3.8}{27.0}$	17.2
6	29	$\frac{11}{37.9}$	$\frac{1.6}{11.5}$	$\frac{9}{50.0}$	$\frac{5.4}{44.4}$	$\frac{4}{22.2}$	$\frac{2.4}{19.2}$	$\frac{5}{27.8}$	$\frac{4.5}{36.4}$	13.9
7	33	$\frac{13}{39.4}$	$\frac{3.9}{17.3}$	$\frac{12}{60.0}$	$\frac{6.6}{35.0}$	$\frac{5}{25.0}$	$\frac{1.8}{9.5}$	$\frac{3}{15.0}$	$\frac{10.4}{55.5}$	22.7
8	36	$\frac{16}{44.4}$	$\frac{4.8}{37.6}$	$\frac{9}{45.0}$	$\frac{3.2}{40.1}$	$\frac{8}{40.0}$	$\frac{4.5}{55.5}$	$\frac{3}{15.0}$	$\frac{0.3}{4.4}$	12.8

Примечание. В числителе — число видов и фитомасса, г/м²; в знаменателе — число видов и фитомасса, %.

2) с озимыми побегами; 3) с дициклическими (двулетними) побегами; 4) с полициклическими (многолетними) побегами. Растения с моноциклическими и озимыми побегами составляют 58 % общего списка симподиально нарастающих видов. Моноциклические побеги имеют часто доминирующие в этом типе березняков *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*. Озимые побеги имеют *Prunella vulgaris*, *Cirsium heterophyllum*, *Achillea millefolium*. В целом растения с моноциклическими побегами характеризуются быстрым ростом, почки развертываются однократно: весной — у растений с моноциклическими побегами и осенью — у растений с озимыми побегами. Число побегов на зону кущения невелико (Серебрякова, 1971). Зимуют растения с моноциклическими побегами в виде небольших розеток (озимый тип побега) или в виде закрытых, открытых, пролептических почек.

Растения с дициклическими и полициклическими побегами образуют 34—80 % фитомассы. Как видно из табл. 1 и 3, с увеличением возраста древостоя увеличивается фитомасса, образованная растениями с ди- и полициклическими побегами, а максимум фитомассы данные растения образуют в березняке 37-летнего возраста. Следует отметить, что в исследуемых лесных сообществах по сравнению с луговыми значительно увеличивается число видов растений с дициклическими и полициклическими побегами. Так, в травостое суходольного мелкозлакового луга, по данным Джалиловой (1978), двулетние и многолетние побеги характерны лишь для стареющих особей. Дициклические побеги имеют *Pulmonaria obscura*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Luzula* *pilosa*. Из растений с дициклическими побегами *P. obscura* и *C. arundinacea* часто доминируют в травяном покрове березняков. Полициклические побеги характерны для стойкого доминанта исследуемых березняков *Aegopodium podagraria*. Они образуются у *Orthilia secunda*, *Solidago virgaurea*, *Deschampsia caespitosa* и др. По структуре побегов многолетники с дициклическими и полициклическими побегами относятся к розеткообразующим. Розеточная форма побега отражает его замедленный (заторможенный) рост в длину. Как показано работами ряда авторов (Серебрякова, 1971, и др.), длительное существование материнского розеточного побега стимулирует развитие его боковых осей и более продуктивный фотосинтез. В целом у растений с розеткообразующими побегами побегообразование интенсивное. Зимуют многолетники с ди- и полициклическими побегами в виде зеленых розеток, реже почек.

Известно, что по структуре особи многолетние травянистые растения представляют собой систему побегов ряда последовательных порядков, сменяющих друг друга во времени. Обычно развертывание почек происходит два раза в год: а) летом и осенью (летне-осеннее кущение), б) весной (весеннее кущение). Преобладающим типом кущения травянистых многолетников в исследованных лесных сообществах является весеннее. Развертывание почек происходит в начале вегетационного периода. Часто среди травянистых многолетников встречаются растения с пролептическими почками, у которых осенью развертываются несколько чешуевидных листьев. В зиму данные растения уходят в фазе растущих почек. Пролептические почки характерны для *Mercurialis perennis*, *Stellaria holostea*, *Calamagrostis arundinacea* и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова И. В., *Попова Т. А.* Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1289—1292. — *Джалилова А. О.* Биолого-морфологический анализ отдельных компонентов лугового сообщества // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 72—150. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Серебряков И. Г.* Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина. 1959. Т. 5. Вопросы биологии растений. С. 3—37. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. 1956. Т. 97, вып. 3. С. 45—120. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Марийский государственный университет,
Йошкар-Ола.

Получено 5 VI 1987.

УДК 581.9 (571.511)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

И. Н. Сафронова, М. В. Соколова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕТЫРЕХ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ГОР БЫРРАНГА (ТАЙМЫР)

I. N. SAFRONOVA, M. V. SOKOLOVA. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF FOUR CONCRETE FLORAS OF THE BYRRANGA MOUNTAINS (TAIMYR)

Приведены результаты количественного сравнения двух пар горных конкретных флор из западных и восточных гор Бырранга (п-ов Таймыр). Отмечается высокий уровень сходства флор по видовому составу (> 70 %), а также на уровне семейств (около 90 %) и родов (> 85 %) и некоторое различие в видовом составе и наборе семейств и родов между западной и восточной парами флор. Отмечаются также различия в соотношении географических (широтных, долготных) элементов в западных и восточных флорах и в соотношении термоклиматических групп видов.

В 1947—1948 гг. Б. А. Тихомиров и ряд сотрудников Таймырской экспедиции АН СССР изучали флору и растительность одного из горных участков северного побережья оз. Таймыр (окр. бухты Ожидания, восточная часть гор Бырранга); собранные отсюда обширные гербарные коллекции, определенные самим коллектором и другими сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и полностью охваченные систематической ревизией при подготовке «Арктической флоры СССР» (1961—1987), хранятся в Гербарии БИНа, были изучены и каталогизированы одним из авторов статьи с составлением флористического списка (190 видов).

Спустя 30 лет, в августе 1978 г., сотрудница БИНа И. Н. Сафронова обследовала еще одну конкретную флору в восточной части гор Бырранга (район среднего течения р. Черные Яры, к северу от бухты Ожидания) и собрала гербарий. Благодаря этому появилась возможность провести сравнение двух горных конкретных флор (локальных) восточного Таймыра, относящихся к одной горной системе и к одной и той же подзоне, между собой и с двумя конкретными флорами из западной части гор Бырранга, изученных тем же автором (Соколова, 1982). Цель сравнения — выявить различия флор Западных и Восточных Бырранга.

Взятые для сравнения конкретные флоры из западной части гор изучались: одна — в окрестностях оз. Ая-Турку, другая — в устье р. Шайтан, притока р. Верхней Таймыры; эти территории находятся на расстоянии около 100 км друг от друга (Соколова, 1982). Более точное положение конкретных флор из восточной части гор можно охарактеризовать следующим образом: флора из района среднего течения р. Черные Яры изучалась в районе устья ее притока р. Высокой; флора из окрестностей бухты Ожидания относится к участку северного побережья оз. Таймыр к востоку от истока р. Нижней Таймыры и расположена в 50 км южнее предыдущей. Все сравниваемые флоры находятся в подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978).

Рельеф участков сравниваемых конкретных флор можно охарактеризовать так: окрестности оз. Ая-Турку (А) — невысокие (до 200 м над ур. м.) сглаженные горы с щебнистыми вершинами и склонами, окружающие озеро, и широкая долина р. Ая-Турку-Дямо, вытекающей из озера; район устья р. Шайтан (Ш) — горный хребет (с абсолютными высотами свыше 600 м), ограничивающий с севера Таймырскую низменность, прилегающие гористые и равнинные участки долины р. Верхней Таймыры и ее притоков (подробнее см. Соколова, 1982); среднее течение р. Черные Яры (Ч) — низкогорное понижение между грядами Главной и Северной (абсолютные высоты свыше 450 м), долина названной реки и ее притока р. Высокой; окрестности бухты Ожидания (О) — горный хребет, часть Главной гряды Бырранга (абсолютные высоты свыше 650 м) и прилегающие низкогорные участки побережья оз. Таймыр и истока р. Нижней Таймыры.

Ниже в табличной форме приведен сводный список видов сравниваемых флор. Семейства расположены по системе Энглера, роды и виды — по «Арктической флоре СССР».

	А	Ш	Ч	О
Woodsia glabella R. Br.		+		+
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	+		+
C. dickieana R. Sim	+	+	+	+
Dryopteris fragrans (L.) Schott		+		+
Equisetum variegatum Schleich.	+	+	+	+
E. arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.		+	+	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+
H. pauciflora R. Br.		+	+	+
Alopecurus alpinus Smith	+	+	+	+

Arctagrostis arundinaceae (Trin.) Beal	+	+	+	
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk.	+	+		
C. holmii Lange	+		+	+
Deschampsia glauca C. Hartm.	+	+	+	
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	+		+	
D. borealis (Trautv.) Roshev.	+	+	+	+
D. brevifolia R. Br.				+
D. obensis Roshev.				+
Trisetum sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev.		+		
T. subalpestre (C. Hartm.) L. Neum.			+	
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	+
Koeleria asiatica Domin		+	+	+
Pleuropogon sabinii R. Br.			+	+
Poa arctica R. Br.	+	+	+	+
P. arctica R. Br. var. *vivipara* Hook.	+	+	+	+
P. tolmatschewii Roshev.				+
P. alpigena (Blytt) Lindm.	+	+	+	+
P. alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel.	+	+	+	+
P. alpina L.		+		
P. abbreviata R. Br.	+			+
P. paucispicula Scribn. et Merr.				+
P. pseudoabbreviata Roshev.		+	+	+
P. glauca Vahl	+	+	+	+
P. bryophila Trin.		+		
Dupontia fisheri R. Br.	+	+	+	+
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+		+
Phippsia algida (Soland.) R. Br.			+	+
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.	+		+	+
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Redf.			+	+
P. byrrangensis Tzvel.	+			
Puccinellia sp.			+	
Festuca rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	+	+		+
F. brachyphylla Schult.	+	+	+	+
F. vivipara (L.) Smith	+	+	+	+
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub		+	+	+
Roegneria subfibrosa Tzvel.		+		
R. villosa V. Vassil.	+	+	+	+
Eriophorum polystachion L.	+	+	+	+
E. medium Anderss.				+
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.			+	
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	+	+		
E. vaginatum L.	+	+	+	+
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+		
Carex rupestris All.		+	+	+
C. maritima Gunn.		+		
C. redowskiana C. A. Mey.	+	+		
C. marina Dew.	+	+	+	+
C. tripartita All.		+	+	+
C. stans Drej.	+	+	+	+

C. ensifolia Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz.	+	+	+	+
C. atrofusca Schkuhr.	+			
C. misandra R. Br.	+	+	+	+
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	+	+		
C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Jurtz.	+	+		+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+		
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.				+
Juncus biglumis L.	+	+	+	+
J. triglumis L.	+	+		
J. castaneus Smith	+		+	+
J. arcticus Willd.		+		
Luzula wahlenbergii Rupr.				+
L. confusa Lindeb.	+	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.		+		
T. coccinea Richards.	+	+		+
Veratrum lobelianum Bernh. var. *misae* Širj.		+		
Allium schoenoprasum L.		+		
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	+	+
Salix reticulata L.	+	+		
S. polaris Wahlenb.		+	+	+
S. nummularia Anderss.		+		
S. arctica Pall.	+	+	+	+
S. arctica Pall. subsp. *jamutaridens* Skvorts. ex Petrovsky			+	
S. reptans Rupr.	+	+	+	+
S. glauca L.		+		
S. hastata L.		+		
S. pulchra Cham.		+	+	+
S. lanata L.		+		+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	+			
S. alaxensis Cov.	+	+		
S. arctica Pall. × *S. polaris* Wahlenb.			+	
Betula nana L.	+	+		+
B. exilis Sukacz.				+
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar		+		
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	+	
Rumex acetosa L. subsp. *pseudoxyria* Tolm.	+		+	+
R. arcticus Trautv.	+	+	+	+
Koenigia islandica L.				+
Polygonum viviparum L.	+	+	+	+
P. bistorta L. subsp. *bistorta*	+	+	+	+
Stellaria peduncularis Bunge	+	+		
S. edwardsii R. Br.			+	+
S. ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+
S. crassipes Hult.	+	+	+	+
S. crassifolia Ehrh.	+		+	
Cerastium regelii Ostenf.	+	+	+	+
C. jenisejense Hult.	+	+		
C. beeringianum Cham. et Schlecht.	+	+		
C. bialynickii Tolm.	+		+	+
C. maximum L.			+	

Sagina intermedia Fenzl	+		+	
Minuartia verna (L.) Hiern	+	+	+	
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	+	+	+	
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.			+	+
M. arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	+	+	+	+
M. biflora (L.) Schinz et Thell.		+	+	
Silene paucifolia Ledeb.	+	+	+	+
Lychnis sibirica L. subsp. *villosula* (Trautv.) Tolm.		+		
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+
Dianthus repens Willd.		+		
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+
C. cespitosa Schipcz.				+
Trollius asiaticus L.		+		
Delphinium middendorffii Trautv.	+	+	+	+
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge				+
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	+		+	
Ranunculus gmelinii DC.	+	+	+	
R. hyperboreus Rootb. subsp. *hyperboreus*	+	+	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.		+	+	+
R. nivalis L.		+	+	+
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	+
R. affinis R. Br.	+	+	+	+
R. borealis Trautv.	+	+		+
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.		+	+	+
P. angustifolium Tolm.	+	+		
P. minutiflorum Tolm.			+	
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	+	+		
P. radicatum Rottb. subsp. *occidentale* Lundstr.			+	
P. pulvinatum Tolm. subsp. *pulvinatum*	+	+	+	+
P. pulvinatum Tolm. subsp. *interius* Petrovsky			+	
P. polare (Tolm.) Perf.	+	+	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+		+
E. edwardsii R. Br. var. *parviflorum* (Turcz. ex Ledeb.) N. Busch			+	
Braya siliquosa Bunge		+		
B. purpurascens (R. Br.) Bunge	+	+	+	
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz		+		+
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	+	+	+	+
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+
C. microphylla Adams				+
C. pratensis L.	+	+	+	+
Arabis septentrionalis N. Busch	+	+	+	+
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.	+			
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	+	+	+	+

Draba pilosa DC.	+	+	+	+
D. barbata Pohle	+			+
D. subcapitata Simm.	+	+	+	+
D. oblongata R. Br. ex DC.	+	+	+	+
D. pauciflora R. Br.	+		+	+
D. alpina L.	+	+	+	+
D. pohlei Tolm.	+			+
D. macrocarpa Adams	+	+	+	+
D. eschscholtzii Pohle ex N. Busch			+	
D. glacialis Adams	+	+	+	+
D. ochroleuca Bunge		+	+	
D. fladnizensis Wulf.	+	+	+	+
D. lactea Adams			+	+
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+
D. cinerea Adams	+	+	+	
D. parvisiliquosa Tolm.				+
D. arctica J. Vahl			+	
D. groenlandica E. Ekman			+	
D. hirta L.	+	+	+	+
Draba sp.			+	
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	+	+	+	+
C. groenlandica L.	+	+		+
Thlaspi cochleariforme DC.		+		
Rhodiola rosea L. subsp. *rosea*		+	+	+
Parnassia palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.		+		
Saxifraga oppositifolia L. subsp. *oppositifolia*	+	+	+	+
S. serpyllifolia Pursh subsp. *glutinosa* (Sipl.) Yu. Kozhevn.		+	+	+
S. hirculus L.	+	+	+	
S. setigera Pursh				+
S. platysepala (Trautv.) Tolm.			+	+
S. spinulosa Adams	+	+	+	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	+	+
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+
S. cernua L.	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br.		+	+	+
S. cespitosa L.	+	+	+	+
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult.	+	+	+	+
Rubus chamaemorus L.		+		
Comarum palustre L.		+		
Potentilla nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	+	+	
Potentilla×*tomentulosa* Jurtz.		+	+	
P. arenosa (Turcz.) Juz.	+			+
P. uniflora Ledeb.			+	+
P. subvahliana Jurtz.			+	
P. stipularis L.				+
P. hyparctica Malte subsp. *hyparctica*	+	+	+	+
Potentilla×*rubella* Sørens.		+		
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle		+	+	+
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	+			+

D. punctata Juz. subsp. *punctata*	+	+	+	+
Dryas×*vagans* Juz.		+		
Astragalus frigidus (L.) A. Gray subsp. *frigidus*		+		
A. umbellatus Bunge	+	+	+	+
A. alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	+	+	+	+
A. norvegicus Grauer	+	+		
A. tolmaczevii Jurtz.	+	+	+	+
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch.	+	+	+	+
O. mertensiana Turcz.			+	+
O. adamsiana (Trautv.) Jurtz. subsp. *adamsiana*		+		
O. arctica R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz.	+	+		+
O. tichomirovii Jurtz.		+		
O. middendorffii Trautv. subsp. *middendorffii*		+	+	+
Hedysarum dasycarpum Turcz.	+	+		
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsh.) P. W. Ball	+	+	+	+
Empetrum subholarcticum V. Vassil.		+		+
Epilobium davuricum Fisch.	+	+	+	+
Chamerion latifolium (L.) Holub	+	+	+	+
Hippuris vulgaris L.	+			
Pachypleurum alpinum Ledeb.	+	+	+	+
Pyrola rotundifolia L.	+	+		+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.		+		+
Ledum palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult.	+	+		+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.		+		
Arctous alpina (L.) Nied.		+		
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.		+		+
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+		+
Androsace septentrionalis L.		+		
A. triflora Adam	+	+	+	+
A. chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov	+	+	+	+
Armeria maritima (Miller) Willd.		+	+	
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.		+		
P. boreale Adam		+		+
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vestergr. ex Hult.	+	+	+	+
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Petrovsky	+	+	+	
E. villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *pulvinatum* Petrovsky	+	+		+
Thymus reverdattoanus Serg.	+	+		
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	+	+	+	+
Castilleja arctica Kryl. et Serg. subsp. *arctica*		+		
Pedicularis oederi Vahl	+	+		
P. capitata Adams	+	+	+	+
P. dasyantha Hadač	+	+	+	+
P. hirsuta L.	+	+	+	+
P. lapponica L.		+		+
P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult.	+	+	+	
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.			+	+

P. amoena Adams ex Stev.	+	+	+	+
Pinguicula algida Malysch.	+	+		
Valeriana capitata Pall. ex Link.	+	+	+	+
Erigeron silenifolius (Turcz.) Botsch.		+		
E. eriocephalus J. Vahl.	+	+	+	+
Antennaria villifera Boriss.		+		+
Dendranthema mongolicum (Ling) Tzvel.	+	+	+	+
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.		+		
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	+	+	+	+
Artemisia tilesii Ledeb.		+	+	+
A. furcata Bieb.				+
A. borealis Pall.		+	+	+
Petasites frigidus (L.) Fries	+	+		+
P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	+	+	+	+
Arnica iljinii (Maguire) Iljin		+	+	+
Senecio congestus (R. Br.) DC.	+			+
S. resedifolius Less.	+	+	+	
S. tundricola Tolm.	+	+		+
S. atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.		+	+	+
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+
Taraxacum longicorne Dahlst.		+		
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.		+	+	+
T. macilentum Dahlst.		+	+	+
T. taimyrense Tzvel.		+		
T. phymatocarpum J. Vahl.	+		+	
T. platylepium Dahlst.			+	
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	+	+	+	+

Сравнение флор проводили по методике, ранее уже применявшейся одним из авторов для сравнения флор Таймыра (Соколова, 1984а, б; 1985), с расчетом мер сходства Съёренсена—Чекановского (включая модификацию меры для весовых множеств).

Видовое богатство сравниваемых флор следующее: А — 173, Ш — 223, Ч — 181, О — 190. Специфичных видов, встречающихся только в западных флорах, насчитывается 57: встречающихся только в А (*Puccinellia byrrangensis*, *Salix recurvigemmis*, *Hippuris vulgaris* и др.) — 5, только в Ш (*Juncus arcticus*, *Duschekia fruticosa*, *Trollius asiaticus*, *Dryas vagans*, *Parnassia palustris*, *Erigeron silenifolius* и др.) — 33, встречающихся в обеих флорах А и Ш (*Carex fuscidula*, *C. macrogyna*, *C. redowskiana*, *Salix alaxensis*, *Astragalus norvegicus* и др.) — 19. Специфичных видов восточных флор насчитывается 42: встречающихся только в Ч (*Salix arctica* subsp. *jamutaridens*, *Draba groenlandica*, *Papaver minutiflorum*, *Potentilla subvahliana* и др.) — 16, только в О (*Betula exilis*, *Oxygraphis glacialis*, *Cardamine microphylla*, *Artemisia furcata* и др.) — также 16 видов, встречаю-

ТАБЛИЦА 1

Матрица значений абсолютной (а) и относительной (б) мер сходства флор по видовому составу

	А	Ш	Ч	О	
А		76.3	71.8	72.2	
Ш	151		70.8	73.6	б
Ч	127	143		76.6	
О	131	152	142		
		а			

ТАБЛИЦА 3

Матрица значений мер сходства между 4 флорами по процентному соотношению видового богатства ведущих семейств (а) и родов (б)

	А	Ш	Ч	О	
А		89.8	87.0	89.7	
Ш	89.6		85.6	88.2	б
Ч	92.4	87.2		87.9	
О	90.9	89.3	92.6		
		а			

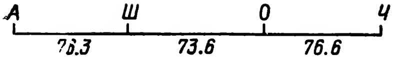


Рис. 1. Оптимальный дендрит максимального сходства флор по относительной мере сходства видового состава (K_0 Съёренсена—Чекановского).

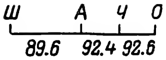


Рис. 2. Оптимальный дендрит максимального сходства флор по процентному содержанию видов в ведущих семействах.

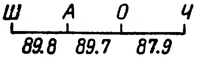


Рис. 3. Оптимальный дендрит максимального сходства флор по процентному содержанию видов в ведущих родах.

щихся в обеих флорах Ч и О (*Draba lactea*, *Saxifraga platysepala*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis mertensiana* и др.) — 10. Анализ состава дифференциальных видов, специфичных для западных и восточных флор, позволяет предположить, что различие флор в значительной степени обусловлено различием в наборе экотопов сравниваемых пар флор, так как многие дифференциальные виды широко распространены на западе и востоке за пределами Таймыра или на юге его. Относительная мера сходства всех флор (мера сходства Съёренсена—Чекановского) довольно высока — выше 70 %, различия между западными и восточными флорами выявляются, но они не очень высоки (табл. 1, рис. 1).

В анализ систематической структуры на уровне семейств и родов сравниваемых флор вошло 19 семейств (табл. 2) и 20 родов (табл. 4), которые хотя бы

ТАБЛИЦА 2

Соотношение ведущих семейств (по числу видов)

Семейство	А			Ш			Ч			О		
	число видов			число видов			число видов			число видов		
	№	абс.	%	№	абс.	%	№	абс.	%	№	абс.	%
Gramineae	1	25	15.5	1	28	13.8	1	29	16.9	1	31	17.8
Cruciferae	2	24	14.9	2	24	11.9	2	27	15.7	2	25	14.4
Caryophyllaceae	3	16	9.9	5	16	7.9	3	17	9.9	6—7	11	6.3
Compositae	5—6	11	6.9	3	20	9.9	4	15	8.7	3	17	9.8
Saxifragaceae	5—6	11	6.9	6	13	6.4	5	14	8.1	4	14	8.1
Cyperaceae	4	15	9.3	4	17	8.4	6	11	6.4	5	13	7.5
Ranunculaceae	7	9	5.6	8	11	5.4	7	10	5.8	6—7	11	6.3
Rosaceae	10—13	5	3.1	10—11	9	4.5	8—10	7	4.1	9—10	7	4.0
Leguminosae	8	8	5.0	7	12	5.9	8—10	7	4.1	8	8	4.6
Scrophulariaceae	9	7	4.4	10—11	9	4.5	8—10	7	4.1	9—10	7	4.0
Salicaceae	10—13	5	3.1	9	10	4.5	11—12	6	3.4	11—13	5	2.9
Papaveraceae	14	4	2.5	12—14	5	2.5	11—12	6	3.4	15	3	1.8
Polygonaceae	10—13	5	3.1	15—17	4	2.0	13	5	2.9	11—13	5	2.9
Juncaceae	10—13	5	3.1	12—14	5	2.5	14	4	2.3	11—13	5	2.9
Primulaceae	16—19	2	1.2	18—19	3	1.5	15—16	2	1.2	16—19	2	1.1
Boraginaceae	15	3	1.9	18—19	3	1.5	15—16	2	1.2	16—19	2	1.1
Polypodiaceae	16—19	2	1.2	15—17	4	2.0	17—19	1	0.6	14	4	2.3
Liliaceae	16—19	2	1.2	12—14	5	2.5	17—19	1	0.6	16—19	2	1.1
Ericaceae	16—19	2	1.2	15—17	4	2.0	17—19	1	0.6	16—19	2	1.1
Число видов в 10 ведущих семействах абс.	131			160			144			144		
%	75.7			71.7			79.6			75.8		
Число 1—2-видовых семейств абс.	14			14			12			15		
%	48.3			41.2			46.2			50.0		
Общее число семейств	29			34			26			30		

ТАБЛИЦА 4

Соотношение ведущих родов в сравниваемых флорах (по числу видов)

Род	А			Ш			Ч			О		
	число видов			число видов			число видов			число видов		
	№	абс.	%	№	абс.	%	№	абс.	%	№	абс.	%
Draba	1	13	13.2	3	11	9.2	1	18	16.4	1	14	13.7
Saxifraga	2—3	10	10.2	1—2	12	10.1	2	13	11.8	2	13	12.8
Carex	2—3	10	10.2	1—2	12	10.1	3	7	6.4	3—4	9	8.8
Poa	4—5	6	6.1	5	8	6.7	4—9	6	5.5	3—4	9	8.8
Salix	6—7	5	5.1	4	10	8.4	4—9	6	5.5	7	5	4.9
Minuartia	8—14	4	4.1	8—12	5	4.2	4—9	6	5.5	12—17	3	2.9
Ranunculus	6—7	5	5.1	6—7	7	5.9	4—9	6	5.5	5—6	6	6.0
Papaver	8—14	4	4.1	8—12	5	4.2	4—9	6	5.5	12—17	3	2.9
Pedicularis	4—5	6	6.1	6—7	7	5.9	4—9	6	5.5	5—6	6	6.0
Potentilla	15—17	3	3.1	13—15	4	3.4	10—11	5	4.5	8—11	4	3.9
Taraxacum	18—20	2	2.0	8—12	5	4.2	10—11	5	4.5	12—17	3	2.9
Eriophorum	8—14	4	4.1	13—15	4	3.4	12—13	4	3.6	8—11	4	3.9
Stellaria	8—14	4	4.1	16—20	3	2.5	12—13	4	3.6	12—17	3	2.9
Festuca	8—14	4	4.1	13—15	4	3.4	14—17	3	2.7	8—11	4	3.9
Cerastium	8—14	4	4.1	16—20	3	2.5	14—17	3	2.7	18—20	2	2.0
Astragalus	8—14	4	4.1	8—12	5	4.2	14—17	3	2.7	12—17	3	2.9
Oxytropis	18—20	2	2.0	8—12	5	4.2	14—17	3	2.7	8—11	4	3.9
Juncus	15—17	3	3.1	16—20	3	2.5	18—20	2	1.8	18—20	2	2.0
Androsace	18—20	2	2.0	16—20	3	2.5	18—20	2	1.8	18—20	2	2.0
Senecio	15—17	3	3.1	16—20	3	2.5	18—20	2	1.8	12—17	3	2.9
Число видов в 10 ведущих родах												
абс.	67			82			79			74		
%	38.7			36.8			43.6			38.9		
Число 1—2-видовых родов												
абс.	61			83			59			66		
%	77.2			81.4			76.6			75.9		
Общее число родов	79			102			77			87		

в одной из четырех флор входят в число десяти ведущих. Наибольшее число семейств насчитывает флора Ш как самая богатая и включающая «южные» элементы. В восточных флорах отмечается несколько меньшее число семейств, чем в западных, отсутствуют семейства *Parnassiaceae*, *Hippuridaceae*, *Labiatae*, *Lentibulariaceae*, специфичных же для восточных флор семейств нет. Сравнительный анализ систематической структуры флор показал, что уровень сходства всех флор по этому показателю высок — около 90 %, несколько сильнее отличается флора Ш как наиболее богатая (табл. 3, рис. 2).

Первыми по богатству видами во всех флорах являются семейства *Gramineae* и *Cruciferae*. Первые 6 семейств одинаковы во всех флорах, хотя порядок расположения их различен.

В западных флорах несколько увеличена роль сем. *Cyperaceae* по сравнению с сем. *Saxifragaceae*, несколько отступает сем. *Rosaceae*, а в восточных наоборот. В число десяти первых в западных флорах входит сем. *Salicaceae*, а в восточных нет. Во флорах территорий, включающих более высокие горы (Ш и О), больше роль сем. *Compositae* и меньше роль сем. *Caryophyllaceae*.

ТАБЛИЦА 5

Соотношение различных широтных и долготных групп в сравниваемых флорах (по числу представляющих их видов)

Конкретная флора	Широтные группы					Долготные группы				
	арктическая	метаарктическая	арктоальпийская	гипоарктическая	арктобореальная и бореальная	циркумполярная	широко распространенная	восточная	западная	среднесибирская
А	17 9.8	57 33.0	65 37.6	16 9.2	18 10.4	83 48.0	30 17.3	50 28.9	3 1.7	7 4.1
Ш	17 7.7	67 30.0	85 38.1	29 13.0	25 11.2	101 45.3	39 17.5	69 30.9	5 2.3	9 4.0
Ч	27 14.9	71 39.2	61 33.7	9 5.0	13 7.2	83 45.9	23 12.7	67 37.0	2 1.1	6 3.3
О	19 10.0	76 40.0	69 36.3	14 7.4	12 6.3	84 44.2	32 16.8	67 35.3	3 1.6	4 2.1

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — процент числа видов данной группы от общего числа видов.

Наибольшее число родов, как и семейств, насчитывает флора Ш. Родов, не встречающихся в восточных флорах — 19 (*Kobresia*, *Allium*, *Veratrum*, *Duschekia*, *Dianthus*, *Lychnis*, *Trollius*, *Lesquerella*, *Thlaspi*, *Parnassia*, *Comarum*, *Rubus*, *Hippuris*, *Andromeda*, *Arctous*, *Thymus*, *Castilleja*, *Pinguicula*, *Tanacetum*), тогда как в западных флорах не встречены только 3 рода (*Pleuropogon*, *Koenigia*, *Oxygraphis*). Сходство флор по процентному соотношению родов несколько меньше, чем по соотношению семейств. Первые три места в нисходящем ряду (по числу представляющих их видов) занимают роды *Draba*, *Saxifraga*, *Carex*, только во флоре Ш род *Draba* находится на третьем месте. Выход рода *Carex* на (1) 2—3 (4) места характерен для умеренно арктических флор. Показательно 1—2-е место рода *Carex* и 4-е место рода *Salix* во флоре Ш, имеющей «южные» черты. Оптимальный дендрит максимального сходства флор по процентному соотношению родов (рис. 3) показывает некоторое перераспределение флор по сравнению с таковым по процентному сходству семейств. Обособленной оказывается флора Ч, однако различия незначительны, процент сходства с флорами западными лишь чуть меньше, чем с флорой О (ЧА — 87.0 %).

Сравнение географической структуры флор проводилось по соотношению широтных (зональных) групп (зональная структура) и по соотношению долготных групп (долготная структура) видов (табл. 5, 6). Составлены дендрограммы и дендриты максимального сходства флор по их зональной (рис. 4) и долготной (рис. 5) структурам (в сочетании с диаграммами процентного соотношения элементов флоры).

Процент сходства флор по соотношению широтных элементов достаточно высок. Минимальное сходство — между Ш и Ч — 83.5 %. Тем не менее дендрограмма и дендрит (рис. 4) ясно показывают некоторую обособленность западных и восточных флор друг от друга, а диаграмма подчеркивает их особенности. Во всех флорах преобладают виды криофитной фракции, в восточных флорах их несколько больше (86.3 и 87.8 против 75.8 и 80.4 %), причем в этих же флорах можно отметить несколько пониженную роль арктоальпийского элемента (33.7 и 36.3 %), чем в западных (37.6 и 38.1 %), зато роль метаарктического и арктического элементов несколько более высока. Соответственно процент видов гемикриофитной (9.2 и 13.0 против 5.0 и 7.4 %) и некриофитной (10.4 и 11.2

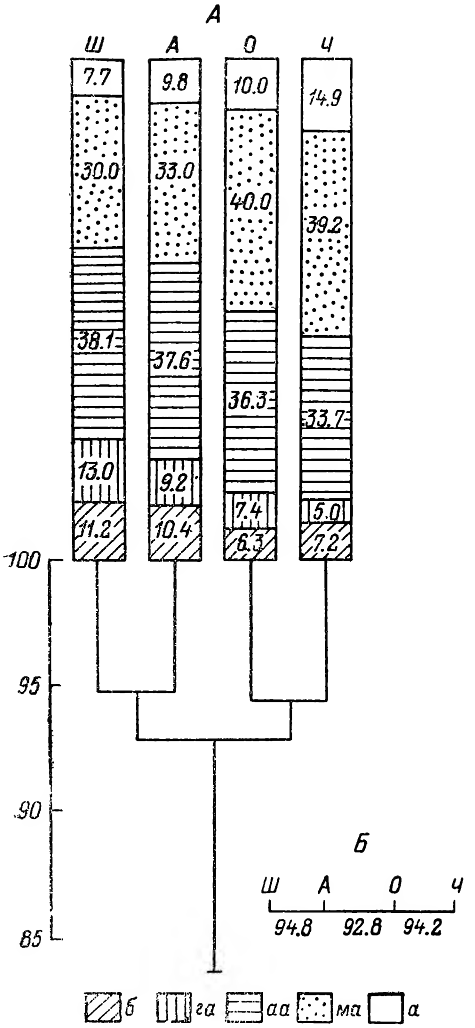


Рис. 4. Сравнение 4 конкретных флор Таймыра по процентному соотношению широтных (зональных) элементов ($K_{0(в)}$ Съёренсена—Чекановского, модифицированная Сёмкиным).

А — дендрограмма максимального сходства флор по процентному соотношению широтных элементов со столбчатыми диаграммами; *а* — арктические, *ма* — метаарктические, *аа* — арктоальпийские, *га* — гипоарктические, *б* — бореальные. *Б* — оптимальный дендрит максимального сходства флор по процентному соотношению широтных элементов.

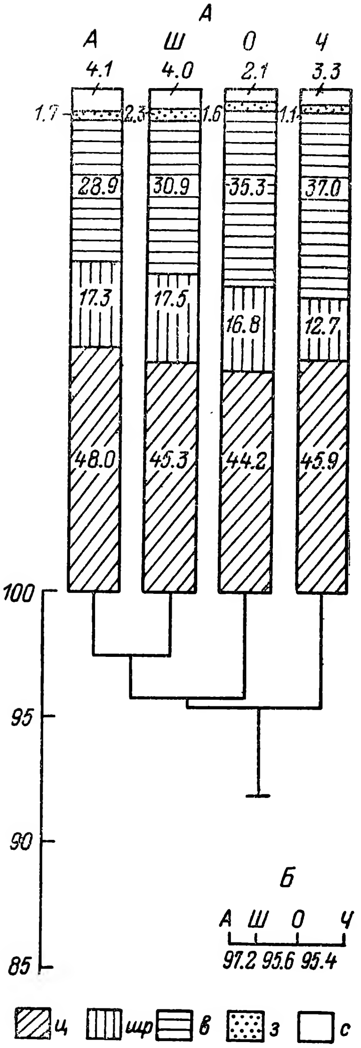


Рис. 5. Сравнение 4 конкретных флор Таймыра по процентному соотношению долготных элементов ($K_{0(в)}$ Съёренсена—Чекановского, модифицированная Сёмкиным).

А — дендрограмма максимального сходства флор по процентному соотношению долготных элементов со столбчатыми диаграммами: *ц* — циркумполярные, *шр* — «широко распространенные», *в* — «восточные», *з* — «западные», с — «среднесибирские». *Б* — оптимальный дендрит максимального сходства по процентному соотношению долготных элементов.

против 6.3 и 7.2 %) фракций у западных флор несколько выше. Можно отметить, что в «низкогорных» (А и Ч) флорах процент гипоарктических видов несколько ниже, чем процент бореальных и арктобореальных видов, а в «собственно горных» (Ш и О) — наоборот. Однако эта закономерность нуждается в подтверждении на других локальных флорах и пока трудно поддается интерпретации.

Процент сходства флор по соотношению долготных элементов еще более высок. Во всех флорах, как это характерно для арктических флор, преобладают циркумполярные виды, процент их приблизительно одинаков. Доля прочих широко распространенных видов заметно выше в западных флорах и, отчасти, во флоре О, примыкающей к ним. Восточные флоры отличаются заметно большим количеством «восточных» элементов (35.3 и 37.0 против 28.9 и 30.9 %), «западные» же и «среднесибирские» элементы (весьма малочисленные) в восточных флорах представлены несколько слабее, чем в западных флорах, но отличия очень невелики.

Соотношение термоклиматических групп в сравниваемых флорах (табл. 7) говорит о резком доминировании в них криофитов («арктической» фракции). Как видно из таблицы, восточные флоры имеют несколько более высокую долю криофитов, что в обеих парах флор сильнее выражено в «низкогорных» флорах. Это соотношение соответствует результатам сравнения флор по их широтной географической структуре. Все флоры по классификации Б. А. Юрцева (1981) относятся к группе высококриофитных, подгруппе собственно высоко криофитных (ДК > 65 %).

ТАБЛИЦА 6

Матрица значений меры сходства флор по процентному соотношению широтных (а) и долготных (б) географических элементов

	А	Ш	Ч	О	
А		97.2	91.9	93.6	
Ш	94.8		93.3	95.6	
Ч	88.7	83.5		95.4	б
О	92.8	87.6	94.2		
		а			

На основе приведенного сравнительного анализа западной и восточной пар локальных флор, относящихся к горной системе Бырранга, можно сделать следующие выводы.

1. Общий уровень сходства всех флор по их видовому составу весьма высок (значение меры сходства Съёренсена—Чекановского > 70 %). На этом фоне намечается небольшое различие в видовом составе между западной (А, Ш) и восточной (Ч, О) парами флор, во многом, по-видимому, зависящее от экологических различий между сравниваемыми участками, но отчасти отражающее и меньшую встречаемость к западу видов «восточной» группы.

2. Некоторое различие прослеживается в наборе семейств и родов, а также в относительной роли в них некоторых ведущих семейств. Так, сходство флор по их систематической структуре на уровне семейств очень велико (близко к 90 %). В западных флорах по сравнению с восточными сем. *Cyperaceae* опережает сем. *Saxifragaceae*, отступает сем. *Rosaceae*, в число ведущих семейств входит сем. *Salicaceae*. Несколько обособлена от других по этому признаку флора Ш, выделяющаяся наибольшим числом видов, родов, семейств. Сходство флор по родовой структуре также высоко (> 85 %, максимальное 89.8 %: А и Ш). По этому показателю отстоит от других флора Ч, отличающаяся наименьшим количеством родов и семейств при относительно близком с другими количестве видов.

3. Во всех флорах очень высока доля криофитов (> 3/4 в Ш; > 4/5 в остальных). В восточных флорах доля криофитов выше, чем в западных, причем процент видов арктоальпийской группы несколько меньше, зато повышено количество видов метаарктической и арктической групп, соответственно в запад-

ТАБЛИЦА 7

Соотношение основных термоклиматических групп в сравниваемых флорах

Конкретная флора	Число криофитов	Доля криофитов	Число гемикриофитов	Доля гемикриофитов	Число некриофитов	Доля некриофитов	Отношение доли криофитов к доле некриофитов
А	139	80.4	16	9.2	18	10.4	7
Ш	169	75.8	29	13.0	25	11.2	6
Ч	159	87.8	9	5.0	13	7.2	12
О	164	86.3	14	7.4	12	6.3	13

ных флорах выше процент видов гемикриофитной и некриофитной фракций В «низкогорных» флорах процент гипоарктических видов несколько меньше, чем процент арктобореальных и бореальных видов.

4. Во всех флорах преобладают циркумполярные виды, их доля приблизительно одинакова. Восточные флоры отличаются бо́льшим количеством «восточных» элементов, количество элементов других долготных групп в них уступает западным флорам.

5. Все флоры относятся к группе высококриофитных, подгруппе собственно высококриофитных восточносибирского (таймырского) варианта горных сибирских арктических флор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сёмкин Б. И. Дескриптивные множества и их применение // Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 83—94. — *Соколова М. В.* Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 11. С. 1499—1505. — *Соколова М. В.* Опыт количественного сравнения 8 конкретных флор Таймыра // Бот. журн. 1984а. Т. 69, № 2. С. 211—217. — *Соколова М. В.* Количественное сравнение 8 конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1984б. Т. 69, № 6. С. 840—849. — *Соколова М. В.* Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 9. С. 1224—1232. — *Юрцев Б. А.* Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры: Тез. докл. на IX симпоз. «Биологические проблемы Севера». Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1981. Ч. 1. С. 50. — *Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706—1718. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 IX 1988.

УДК 581.412 : 582.852

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

Р. А. Удалова

О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ *RHIPSALIS* (*CACTACEAE*)

R. A. UDALOVA. ON THE LIFE-FORM OF *RHIPSALIS* (*CACTACEAE*)

Рассматривается онтогенез *Rhipsalis virgata* и *R. mesembryanthemoides* и формирование жизненной формы у рипсалисов.

Рипсалис прутьевидный *Rhipsalis virgata* и рипсалис мезембриантемовый *R. mesembryanthemoides* — эпифитные кактусы, произрастающие в тропических дождевых лесах Бразилии. Их стебли сочные, зеленые, цилиндрические, с незначительным щетинистым опушением и редуцированными до мельчайших чешуй листьями.

Изучение жизненных форм у кактусовых — вопрос крайне интересный и сложный. Это огромное семейство, насчитывающее до 3000 таксонов, представлено в природе разнообразными формами роста. От гигантских колонновидных растений типа *Carnegiea gigantea* и *Marshallocereus thurberi*, достигающих 10—12 м высоты, до крошечных, величиною 2—3 см, шаровидных форм таких, как *Blossfeldia liliputana*; от многореберных кактусов, как *Echinofossulocactus multicostatus*, образующих около сотни ребер, до 3—4-реберных или плоских форм;

от обильно ветвящихся кактусов до неветвящихся, как, например, *Haseltonia columna-trajani*; от прямостоячих наземных кактусов до стелющихся, эпифитных или подушковидных форм — таков диапазон биоморф у кактусов.

В одной из первых классификаций жизненных форм (Humboldt, 1806) представители этого семейства выделялись как особая форма роста, форма кактусовых с характерным для них признаком — сочностью стеблей. В системе O. Drude (1913) из 55 жизненных форм сосудистых растений выделены «двудольные сосудистые стеблевые суккуленты» и в их числе кактусы, которые подразделены на ряд типов: Cereus, Opuntia, Echinocactus, Rhipsalis. Последний охарактеризован автором как «эпифитные кактусы с тонкими прутьевидными стеблями». В системе C. Raunkiaer (1907) кактусы отнесены только к типу фанерофитов (почки возобновления находятся выше 30 см над уровнем почвы). Однако огромное число кактусов является хамефитами и даже гемикриптофитами. В системе G. Du Rietz (1931), а затем в системе И. Г. Серебрякова (1962) суккулентные растения выделены в два крупных типа: безлистные суккулентностеблевые кустарники и безлистные суккулентно-стеблевые деревья. Подробнее эти типы не разработаны. В системе кактусовых можно выделить те же типы жизненных форм, что и у растений несуккулентного строения. W. Rauh (1979 : 26) пишет, что «в разнообразии жизненных форм кактусов в принципе лежат в основе те же закономерности, что и у других двудольных». Серебряков (1962) высказал мысль о параллелизме развития жизненных форм в разных филогенетических рядах растительного мира. Самым распространенным типом роста у кактусов является кустарниковый. W. Troll (1937), обсуждая проблему древовидного и кустарниковидного типа в сем. *Cactaceae*, указывает два возможных варианта образования типа «кустарник». Один — ветвление на ранних этапах онтогенеза с сохранением главной оси; другой — раннее базитонное ветвление с отмиранием главной оси. В качестве примера он приводит *Rhipsalis cassytha* (*R. baccifera*). Rauh (1979), внесший большой вклад в изучение жизненных форм кактусов, в цитируемой выше работе называет рипсалисы регулярно акротонно ветвящимися кактусами. В описании видов, в том числе и рипсалиса мезембриантемового, он дает им характеристику «кустарниковидные растения». Кустарниковидными кактусами называет рипсалисы C. Backeberg (1959). Однако терминология, используемая при описании рипсалисов, в частности для исследуемых нами видов, во многих работах не унифицирована, например удлиненные побеги называются «главными ветвями» (Britton, Rose, IV, 1923; Schumann, 1903).

Мы проводили работу в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Семена *R. virgata* и *R. mesembryanthemoides* высевали в середине апреля. На 8-й день появились первые всходы. Сеянцы имеют характерные для подрода *Eurhipsalis*, к которому относятся эти виды, сочные шиловидные семядоли и сочный гипокотиль (рис. 1, *1*). На 11—12-й день начинает развиваться стебель с двумя первыми сосочками, расположенными перпендикулярно семядолям. Сосочки представляют собой сильно разросшиеся основания листьев и соответствуют, таким образом, 1-й паре листьев у других двудольных растений (рис. 1, *2*). К концу 1-го года вегетации сеянцы рипсалисов развивают лишь один побег I порядка. У рипсалиса прутьевидного он 3—4-гранный, от 5 до 16 мм длины с расположенными близко друг к другу ареолами — видоизмененными пазушными почками (рис. 1, *3*). На 2-й год развития появляются, как правило, базитонно побеги последующих порядков, структура которых очень близка к побегам взрослого растения (рис. 1, *4*). Эти побеги морфологически отличаются от ювенильных: они вальковатые (а не 3—4-гранные), междоузлия значительно длиннее, число колючек в ареоле меньше. Ювенильные побеги слабо ветвятся, нередко останавливают свое развитие на уровне побегов II порядка. Взрослые же, наоборот, дают до пяти-шести порядков ветвления. Побег I порядка остается все время ювенильным. В течение 4—5 лет он нарастает

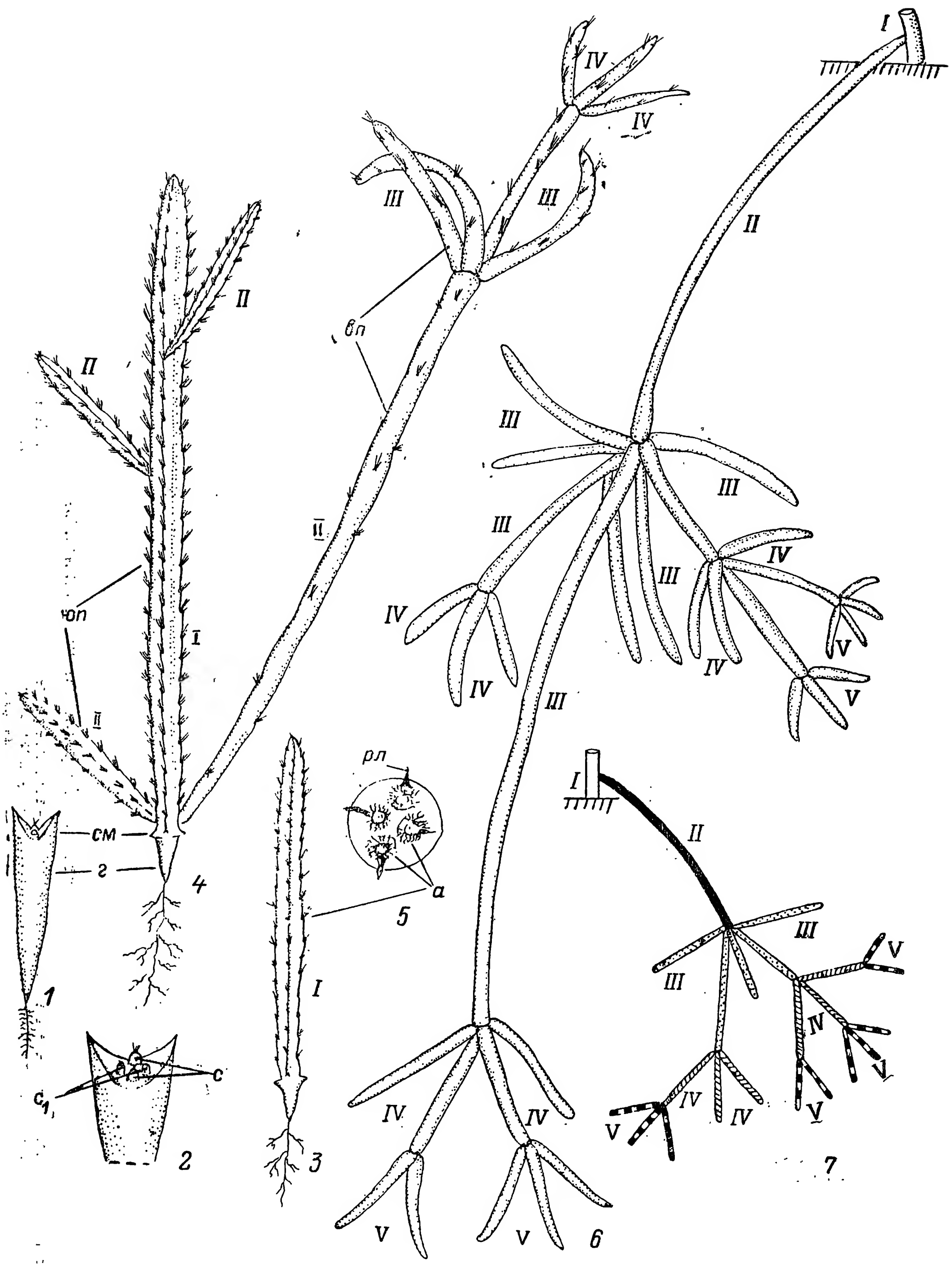


Рис. 1. *Rhipsalis virgata.*

1—3 — начальные этапы онтогенеза; *4* — молодое растение в возрасте 1.5 лет; *5* — схема расположения почек на верхушке молодого побега, вид сверху; *6* — взрослое растение; *7* — схема ветвления. *а* — ареола, *вп* — взрослые побеги, *г* — гипокотиль, *рл* — рудиментарные листья, *см* — семядоли, *с* и *с*$_1$ — первая и вторая пары сосочков, *юп* — ювенильные побеги, I—V — порядки ветвления.

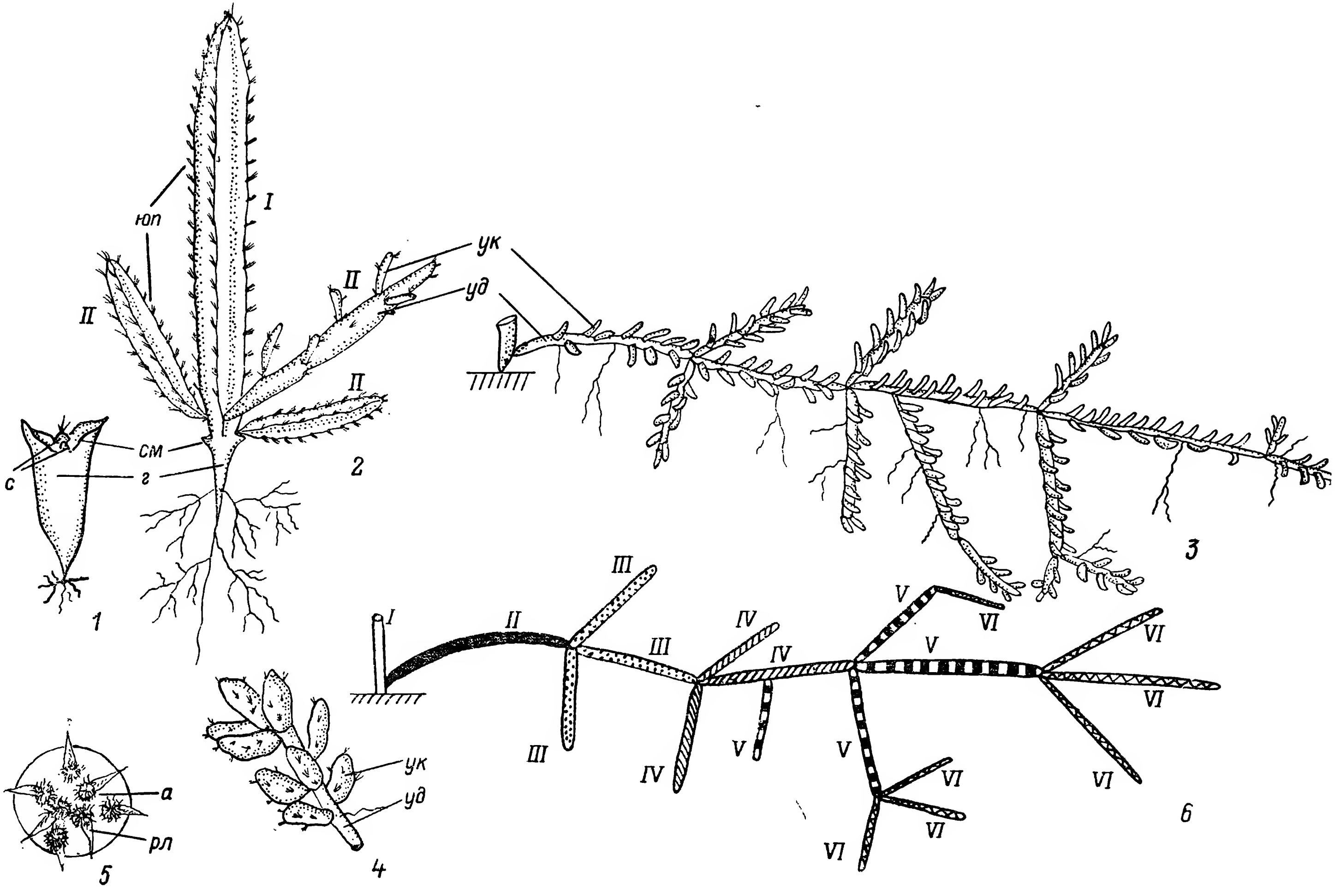


Рис. 2. *Rhipsalis mesembryanthemoides.*

1 — проросток; *2* — молодое растение в возрасте двух лет; *3* — взрослое растение; *4* — часть взрослого побега; *5* — схема расположения почек на верхушке молодого побега, вид сверху; *6* — схема ветвления, *уд* — удлиненные побеги, *ук* — укороченные побеги. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

моноподиально, достигая высоты 10—15 см. С появлением ежегодно все новых и новых побегов верхушка главной оси отмирает. На 7-й год развития рипсалиса прутьевидного происходит почти полностью усыхание главной оси или побега I порядка. К этому времени он представляет собой систему побегов шести порядков (рис. 1, *6*).

Если побеги II порядка появляются базитонно, то побеги последующих порядков возникают акротонно из сближенных ареол, по терминологии N. H. Boke (1955), — из терминальных или верхушечных аксиллярных почек. Таким образом, возникают мутовки побегов (рис. 1, *5*). С повышением порядка ветвления длина побегов рипсалиса прутьевидного уменьшается (II — 23—25 см; III — 8—10 см; IV, V — 4—2.5 см). Побеги II и III порядков появляются с интервалом в 3—5 дней. Побеги последующих порядков развиваются через более длительный промежуток времени. Так, побеги V порядка развиваются через месяц после завершения роста побегов IV порядка. Постепенно вся система побегов наклоняется и становится плагиотропной.

Подобно рипсалису прутьевидному формируется жизненная форма у *R. teres*, *R. capilliformis*, *R. baccifera*, *R. burchellii*.

Рипсалис мезембриантемовый строением побегов отличается от вышеупомянутых видов, хотя все они относятся к подроду *Eurhipsalis*, по системе K. Schumann (1903). Если у рипсалиса прутьевидного все взрослые побеги морфологически однотипны, то у рипсалиса мезембриантемового имеются 2 типа побегов: удлиненные и укороченные (рис. 2, *2*, *3*). Начальные фазы развития сеянца этого вида такие же, как у рипсалиса прутьевидного. Побег I порядка — слабо 4-гранный, тонкий, отмирающий на 5—6-й год развития. Побеги II порядка развиваются базитонно на 2-й год вегетации. Они в первые годы развития растения могут быть как ювенильными, так и взрослыми (рис. 2, *2*). Ювенильные морфологически такие же, как побеги I порядка. Взрослые же, как уже упоминалось выше, 2 типов: удлиненные, 5—12 см длиной, на которых располагаются укороченные побеги около 1 см длиной и 2—3 мм толщиной. Последние напоминают сочные листья, располагаются по спирали, и на них образуются цветки (рис. 2, *2—4*). Удлиненные побеги всех последующих порядков (III—V) появляются акротонно из верхушечных ареол или аксиллярных почек (рис. 2, *5*) и располагаются в виде мутовки, в которой один из побегов замещает побег предыдущего порядка и растет в том же направлении. Верхушечная почка удлиненного побега прекращает свое развитие. Удлиненные побеги, которые развиваются вначале как восходящие, вскоре наклоняются, полегают и с помощью большого числа придаточных корней становятся стелющимися.

Наши наблюдения за развитием рипсалиса прутьевидного и рипсалиса мезембриантемового подтверждают положение Troll об образовании кустарникового роста у рипсалисов по типу раннего базитонного ветвления с отмиранием главной оси. Главная ось или побег I порядка в течение 5—7 лет находится в ювенильной фазе и, не переходя во взрослое состояние, отмирает. Жизненную форму этих кактусов мы определяем как суккулентно-стеблевые эпифитные кустарнички с системой симподиально ветвящихся плагиотропных побегов (рис. 1, *7*; 2, *6*). По характеру ветвления выделяются 2 типа рипсалисов. У одного (*R. virgata*, *R. capilliformis*, *R. teres* и т. п.) все побеги однотипны и располагаются мутовчато. Ареолы (пазушные почки), находящиеся по всей длине этих побегов, как правило, не дают ветвления. Для второго типа (*R. mesembryanthemoides*) характерно наличие удлиненных и укороченных побегов. Первые ветвятся мутовчато, вторые возникают спирально по всей длине удлиненных побегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. К вопросу о классификации жизненных форм // Тр. Центрально-черноземн. гос. заповедника. 1960. Вып. 6. С. 117—156. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с. — *Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 1. С. 417—433. — *Удалова Р. А.* Морфогенез проростков эпифитных кактусов родов *Rhipsalis*, *Lepismium* и *Epiphyllopsis* (сем. *Cactaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 1. С. 61—68. — *Backeberg C.* Die *Cactaceae*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1959. Bd 2. S. 639—1360. — *Boke N. H.* Development of the vegetative shoot in *Rhipsalis cassytha* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42, N 1. P. 1—10. — *Britton N.*, *Rose J.* The *Cactaceae*. Washington : Carnegie Institution, 1923. Vol. IV. 318 p. — *Buxbaum F.* Morphology of cacti. Pasadena, California: Abbey Garden Press, 1951—1955, sect. I—III. 223 p. — *Drude O.* Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig: Friedrich Vieweg et Sohn, 1913. 3085 S. — *Du Rietz G. E.* Life-forms of terrestrial flowering plants // Acta Phytogeographica Suecica. Uppsala, 1931. 95 p. — *Humboldt A.* Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen: J. G. Cotta, 1806. 28 S. — *Rauh W.* Morphologie der Nutzpflanzen. Heidelberg: Quelle und Meyer, 1950. 290 S. — *Rauh W.* Kakteen an ihren Standorten. Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1979. 230 S. — *Raunkiaer C.* Planterigets Livsformer og deres betydning for geografien. Kjøbenhavn-Kristiania, Nordisk forlag, 1907. 132 S. — *Schumann K.* Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neudamm: J. Neumann, 1903. 823 S. — *Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937. Bd 1, Tl 1. 955 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 I 1988.

УДК 581.5+581.1.08.132

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

С. А. Сергейчик, В. Н. Гвардиян, А. А. Сергейчик, Е. Н. Мышковец, Э. В. Ходасевич

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ НА ФОТОСИНТЕЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

S. A. SERGEICHICK, V. N. GVARDIYAN, A. A. SERGEICHICK, E. N. MYSHKOVETS, E. V. HODASEVICH. THE EFFECT OF ATMOSPHERE POLLUTANTS ON PHOTOSYNTHESIS OF WOODY PLANTS

Изучали влияние газообразных загрязнителей атмосферного воздуха на фотосинтез древесных растений в условиях Белоруссии. Выявлены группы видов, различающиеся по чувствительности фотосинтеза к действию двуокиси серы, сероводорода, двуокиси азота, аммиака. Рекомендованы растения для оптимизации промышленно-загрязненной среды.

Актуальной задачей современной ботаники является разработка критериев диагностики повреждений растений, вызванных загрязнителями различной химической природы. Данные об изменении фотосинтеза, дыхания, мезо- и ультраструктуры органов ассимиляции следует рассматривать в качестве важных показателей общего состояния растительных организмов в зонах загрязнения.

Газообразные загрязнители поглощаются преимущественно через устьичный аппарат листьев, растворяются в пленочной воде оболочек клеток мезофилла и через липопротеиновые мембраны проникают внутрь клеток. Большинство загрязнителей аккумулируется в хлоропластах, вызывая депрессию фотосинтеза, свободнорадикальное фотоокисление и разрушение фотосинтетического аппарата. Различия в газоустойчивости растений связаны с неодинаковой скоростью поглощения газов и достижения летальной их дозы в клетках и тканях (Николаевский, 1979).

Данные о влиянии атмосферных загрязнителей на фотосинтез древесных растений в условиях промышленной среды ограниченны (Смит, 1985).

Целью нашей работы явилось изучение влияния выбросов производственного объединения «Азот», в которых преобладают газообразные соединения азота (окислы азота, аммиак), на фотосинтез некоторых видов деревьев и кустарников для сравнительной оценки их газоустойчивости. В задачу исследований входило также выявление особенностей реакций растений различных видов на действие ядовитых газов на основании изменения интенсивности фотосинтеза в экспериментальных условиях.

Материал и методика

Объектами исследования служили 43 вида древесных растений: береза повислая *Betula pendula* Roth, бузина красная *Sambucus racemosa* L., груша обыкновенная *Pyrus communis* L., груша лохолистная *P. elaeagrifolia* Pall., груша уссурийская *P. ussuriensis* Maxim., девичий виноград пятилисточковый *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., древогубец круглолистный *Celastrus orbiculata* Thunb., ель колючая *Picea pungens* Engelm., жимолость татарская *Lonicera tatarica* L., каприфоль *L. caprifolium* L., жимолость синяя *L. caerulea* L., ива белая *Salix alba* L., карагана древовидная *Caragana arborescens* Lam., кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus* Schlecht., кирказон крупнолистный (*Aristolochia macrophylla* Lam., клен ложноплатановый *Acer pseudoplatanus* L., клен остролистный *A. platanoides* L., клен приречный *A. ginnala* Maxim., клен серебристый *A. saccarinum* L., клен ясенелистный *A. negundo* L., конский каштан обыкновенный *Aesculus hippocastanum* L., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., лох узколистный *Elaeagnus angustifolia* L., орех маньчжурский *Juglans mandshurica* Maxim., робиния лжеакация *Robinia pseudoacacia* L., роза морщинистая *Rosa rugosa* Thunb., рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., рябина сибирская *S. sibirica* Hedl., рододендрон даурский *Rhododendron dauricum* L., рододендрон кэтевбинский *R. catawbiense* L., рододендрон желтый *R. luteum* Sweet, сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq. fil., сирень обыкновенная *S. vulgaris* L., сумах оленерогий *Rhus typhina* L., сумах трехлопастный *R. trilobata* Nutt., таволга японская *Spiraea japonica* L., тополь Болле *Populus bolleana* Lauche, тополь канадский *P. canadensis* Moench, тополь китайский *P. simonii* Carr., тополь черный *P. nigra* L., форсайтия европейская *Forsythia europaea* Aeg. et Bald., черемуха Маака *Padus maackii* (Rupr.) Kom., ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L.

Для изучения влияния выбросов п/о «Азот» на фотосинтез растений было отобрано 26 видов деревьев и кустарников в возрасте 12—35 лет. В качестве контрольных использовали растения того же возраста, произрастающие вне зоны загрязнения воздуха, в 30 км от источника выброса газов. В лабораторных условиях для сравнительной оценки устойчивости фотосинтеза к действию загрязнителей листья 19 видов растений фумигировали в течение 30 мин в стеклянных камерах, где создавалась начальная концентрация токсических газов (мг/м^3): двуокиси серы — 5, сероводорода — 10, аммиака — 4, двуокиси азота — 25. Фотосинтетическую активность растений оценивали радиометрическим методом по включению ^{14}C (Вознесенский и др., 1965). Для анализа отбирали листья из средней части кроны, средней части побегов. Высеченные из нижней четверти листовых пластинок, сбоку от главной жилки диски площадью 63.6 мм^2 экспонировали в течение 3 мин в камере, где генерировалась $^{14}CO_2$ (74 МБк на 0.002 м^3) при освещенности 10 тыс. лк и температуре 18 °С. По окончании экспозиции высечки фиксировали в жидком азоте. Их удельную радиоактивность измеряли на установке Б-2 и оценивали в имп/мин·см^2 в четырехкратной повторности. Сравнительная фотосинтетическая активность растений, подвергшихся действию газов, выражалась в процентах от контроля. Средняя ошибка измерения не превышала 5 %. Степень газовых ожогов листьев определяли по трехбалльной шкале Ю. З. Кулагина (1974). Повреждения листьев характеризовали как слабые, когда ожоги не превышали 10 % их площади, средние, когда ожоги составляли 10—40 %, и сильные — более 40 %.

ТАБЛИЦА 1

Фотосинтез (ИФ, % от контроля) листьев древесных растений после 30-минутного воздействия газов (начальная концентрация, мг/м³)

SO_2, 5			H_2S, 10			NH_3, 4			NO_2, 25		
Вид	ИФ		Вид	ИФ		Вид	ИФ		Вид	ИФ	
Populus canadensis	100	I	*Populus canadensis*	100	I	*Populus canadensis*	100	I	*Rhododendron dauricum*	100	I
Rhododendron dauricum	98		*Lonicera caerulea*	85		*Celastrus orbiculata*	100		*R. catawbiense*	35	III
R. catawbiense	66	II	*Rododendron dauricum*	75		*Lonicera caerulea*	100		*Acer platanoides*	30	
Betula pendula	65		*Betula pendula*	65	II	*Rhus typhina*	100		*Populus canadensis*	22	
Celastrus orbiculata	60		*Acer platanoides*	55		*Acer platanoides*	100		*Rhus typhina*	7	IV
Lonicera caerulea	58		*Sorbus sibirica*	47		*Betula pendula*	100		*Tilia cordata*	3	
Acer saccarinum	55		*Acer saccarinum*	45		*Sorbus sibirica*	100		*Acer saccarinum*	3	
Sorbus sibirica	45		*Lonicera caprifolium*	33	III	*Rhododendron dauricum*	100		*Lonicera tatarica*	2	
Rhus tuphina	40		*Aristolochia macrophylla*	27		*Rhus trilobata*	95		*L. caprifolium*	2	
Acer platanoides	33	III	*Tilia cordata*	20		*Lonicera tatarica*	65	II	*L. caerulea-*	2	
Tilia cordata	30		*Celastrus orbiculata*	20		*Rhododendron catawbiense*	62		*Celastrus orbiculata*	2	
Lonicera tatarica	30		*Sorbus aucuparia*	20		*Tilia cordata*	53		*Pyrus ussuriensis*	2	
Aristolochia macrophylla	10	IV	*Populus simonii*	19		*Lonicera caprifolium*	47		*P. elaeagrifolia*	2	
Sorbus aucuparia	10		*Rhododendron luteum*	18		*Rhododendron luteum*	40		*Elaeagnus angustifolia*	2	
Lonicera caprifolium	10		*Lonicera tatarica*	10		*Acer saccarinum*	38		*Aristolochia macrophylla*	2	
Rhododendron luteum	8		*Rhus typhyna*	10		*Aristolochia macrophylla*	6	IV	*Sorbus aucuparia*	2	
Rhus trilobata	5		*Rhododendron catawbiense*	10		*Populus simonii*	6		*Populus simonii*	2	
Populus simonii	3		*Pyrus elaeagrifolia*	3	IV	*Pyrus elaeagrifolia*	1		*Betula pendula*	2	
Pyrus elaeagrifolia	2		*P. ussuriensis*	3		*P. ussuriensis*	1		*Rhus trilobata*	2	
P. ussuriensis	2		*Rhus trilobata*	2		*Sorbus aucuparia*	1		*Rhododendron luteum*	1	

Результаты и обсуждение

Реакция испытанных видов растений на действие газообразных загрязнителей воздуха в эксперименте была неодинаковой. В опытных вариантах с применением токсических газов оказалось возможным выделить 4 группы видов по степени подавления фотосинтетической активности (табл. 1). В первую вошли наиболее устойчивые виды, отличающиеся стабильностью фотосинтеза листьев (98—100 % от контроля). Вторую группу составили среднеустойчивые виды, интенсивность фотосинтеза которых колебалась в пределах 40—66 %; третью — малоустойчивые растения с интенсивностью фотосинтеза 30—33 %. Четвертая группа представлена неустойчивыми видами, у которых интенсивность фотосинтеза листьев находилась в пределах 2—10 % от контроля.

Наряду с видами, обладающими высокой устойчивостью (рододендрон даурский) или чувствительностью (груши лохолистная и уссурийская, рябина обыкновенная, кирказон крупнолистный) ко всем испытанным токсическим газам, имеются растения, проявляющие избирательную чувствительность к тем или иным из них. Так, сумах трехлопастный и сумах оленерогий в меньшей мере повреждаются аммиаком, чем сероводородом, двуокисями серы и азота; жимолость синяя и береза повислая более чувствительны к двуокиси азота, чем к аммиаку и газообразным соединениям серы; рододендрон желтый более устойчив к воздействию аммиака, чем сероводорода, двуокиси серы и двуокиси азота. Эти факты могут указывать на существование наряду с общими также специфических механизмов повреждающего воздействия загрязнителей на растения.

Результаты исследований, выполненных в зоне влияния отходов п/о «Азот», свидетельствуют о том, что они оказывают глубокое воздействие на фотосинтез древесных растений, используемых в озеленении (табл. 2). Загрязнение атмосферного воздуха в большинстве случаев вызывает уменьшение ассимиляционной способности растений вследствие повреждения листьев, побегов и снижения интенсивности фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза исследованных растений изменялась на протяжении периода вегетации. У одной группы видов (девичий виноград пятилисточковый, ель колючая, жимолость татарская, ива белая, клен ложноплатановый, конский каштан обыкновенный, роза морщинистая, сирень венгерская и обыкновенная, тополь Болле, ясень обыкновенный, кизильник блестящий, орех маньчжурский, клен приречный, таволга японская, черемуха Маака) у листьев, не имеющих визуальных симптомов повреждения, она была выше в июле, а у другой группы (бузина красная, груша обыкновенная, карагана древовидная, клены остролистный, ясенелистный и серебристый, робиния лжеакация, тополь черный, форсайтия европейская) — в сентябре. Это следует учитывать при составлении ассортиментов растений, способных обогащать атмосферу кислородом в максимальной мере на протяжении периода вегетации.

При отсутствии визуальных симптомов повреждения токсическими газами максимальными показателями интенсивности фотосинтеза (в процентах от контроля) за исследуемый период характеризовались листья бузины красной, девичьего винограда пятилисточкового, лоха узколистного, робинии лжеакации (100—130 %), а минимальными — ели колючей, жимолости татарской, клена ложноплатанового, сирени венгерской, тополя черного (интенсивность фотосинтеза уменьшалась более чем на 30 %). Промежуточное положение в этом списке заняли карагана древовидная, клены ясенелистный, серебристый и приречный, тополь Болле, кизильник блестящий, таволга японская, форсайтия европейская, груша обыкновенная, ива белая, клен остролистный, конский каштан обыкновенный, роза морщинистая, сирень обыкновенная, ясень обыкновенный, орех маньчжурский, черемуха Маака (табл. 2).

Для оценки фотосинтетической способности растений важен учет такого показателя, как процентное содержание в кроне дерева листьев без визуальных

ТАБЛИЦА 2

Повреждения листьев и интенсивность фотосинтеза древесных растений в условиях промышленно-загрязненной среды (средние показатели за июль и сентябрь)

Вид	Количество листьев в кроне с повреждениями площади, %				Состояние листа	
	0	1—10	11—40	> 40	повреждение площади, %	фотосинтез, % от контроля
Robinia pseudoacacia	70	30	—	—	0	130
					55	23
Parthenocissus quinquefolia	85	8	7	—	0	114
Sambucus racemosa	85	8	7	—	0	102
					40	61
Elaeagnus angustifolia	65	35	—	—	0	100
Caragana arborescens	23	25	27	25	0	98
					75	83
Acer ginnala	55	33	12	—	0	98
A. negundo	30	30	28	12	0	97
					50	60
Cotoneaster lucidus	45	30	25	—	0	96
Forsythia europaea	40	25	28	7	0	95
					50	24
Acer saccarinum	27	35	28	10	0	94
					10	39
					90	35
Spiraea japonica	25	22	30	23	0	91
					40	52
Populus bolleana	65	25	10	—	0	90
Syringa vulgaris	20	22	40	23	0	86
					10	78
Acer platanoides	27	22	23	28	0	84
					75	38
Padus maackii	32	25	28	15	0	83
Salix alba	18	27	25	30	0	81
Aesculus hippocastanum	35	27	25	13	0	78
					30	70
					77	22
Rosa rugosa	17	20	38	30	0	74
					40	17
					80	2
Pyrus communis	70	22	5	3	0	73
Fraxinus excelsior	12	20	28	40	0	73
					20	57
					90	35
Populus nigra	35	35	15	15	0	69
					45	28
Acer pseudoplatanus	22	20	28	20	0	62
Syringa josikaea	2	15	33	55	0	60
					80	18
Picea pungens						
(хвоя 1-го года)	30	32	35	3	0	55
(хвоя 2-го года)	7	8	20	65	0	32
Lonicera tatarica	12	20	35	33	0	37

повреждений и со слабыми повреждениями. Именно такие листья вносят основной вклад в общую ассимиляцию CO_2 растением. Наибольшим суммарным количеством листьев в кроне без визуальных симптомов повреждения токсическими газами и со слабыми повреждениями характеризовались бузина красная, девичий виноград пятилисточковый, груша обыкновенная, лох узколистный, робиния лжеакация, тополь Болле (90—100 %), а наименьшим — ель колючая, жимолость татарская, ива белая, карагана древовидная, клены остролистный и ложноплатановый, роза морщинистая, сирени венгерская и обыкновенная, ясень обыкновенный, орех маньчжурский, таволга японская, черемуха Маака ($<$ 60 %). Промежуточное положение заняли клены ясенелистный и приречный, конский каштан обыкновенный, тополь черный, клен серебристый, кизильник блестящий и форсайтия европейская (табл. 2).

В большинстве случаев уменьшение интенсивности фотосинтеза наблюдалось одновременно с увеличением степени повреждения листьев. Так, у розы морщинистой интенсивность фотосинтеза внешне неповрежденных листьев составила 74 % от контроля, листьев со средними повреждениями — 17 %, а с сильными — всего лишь 2 %.

Итак, загрязнение атмосферного воздуха промышленными газами в большинстве случаев вызывает уменьшение ассимиляционной способности растений вследствие повреждения листьев и снижения интенсивности фотосинтеза. Данные об интенсивности фотосинтеза могут служить для оценки сравнительной газоустойчивости видов. Ряд аборигенных и интродуцированных видов целесообразно использовать для оптимизации промышленно-загрязненной среды. Наиболее ценны бузина красная, девичий виноград пятилисточковый, лох узколистный, робиния лжеакация, клены ясенелистный, серебристый и приречный, кизильник блестящий, тополь Болле, форсайтия европейская. Менее эффективны в озеленении ель колючая, жимолость татарская, сирень венгерская, таволга японская, черемуха Маака, орех маньчжурский, ясень обыкновенный. Промежуточное положение занимают груша обыкновенная, ива белая, карагана древовидная, клены остролистный и ложноплатановый, конский каштан обыкновенный, роза морщинистая, тополь черный, сирень обыкновенная.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М., Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Кулагин Ю. З.* Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 124 с. — *Николаевский В. С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 276 с. — *Смит У. Х.* Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 1985. 429 с.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Институт фотобиологии АН БССР,
Минск.

Получено 24 VIII 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Е. Г. Лупикина, Г. К. Хурсевич, С. П. Озорнина

STEPHANODISCUS NATIVUS — НОВЫЙ ВИД *BACILLARIOPHYTA* ИЗ ВЕРХНЕКАЙНОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКИ

E. G. LUPIKINA, G. K. KHURSEVICH, S. P. OZORNINA. *STEPHANODISCUS NATIVUS*, THE NEW SPECIES OF *BACILLARIOPHYTA* FROM THE UPPER-CENOZOIC DEPOSITS OF THE CENTRAL KAMCHATKA

Приведено описание нового для науки вида рода *Stephanodiscus* из пресноводных верхнекайнозойских отложений Центральной Камчатской депрессии, который имеет тесные филогенстические связи с видами *S. determinatus* и *S. niagarae* и составляет с ними группу близкородственных видов.

В начале 80-х годов текущего столетия получены новые материалы по континентальным осадочным образованиям, подстилающим толщу «синих глин» (Брайцева и др., 1968), возраст которой по положению в стратиграфическом разрезе не выходит за пределы среднего плейстоцена. Одной из особенностей подстилающих отложений является присутствие в них (иногда в массе) представителей рода *Stephanodiscus* Ehr. Среди последних заметное участие принимают виды, выделенные из верхнеплиоценовых диатомитов Армении (Хурсевич, Пирумова, 1988) и нижнеплейстоценовых диатомовых пород Белоруссии (Хурсевич, Логинова, 1986): *S. immemoratus* Churs. et Pirum., *S. peculiarus* Churs. и другие виды, а также новый для науки вид рода *Stephanodiscus*, описание которого приведено ниже.

Stephanodiscus nativus Lupik., Churs. et Ozorn. sp. nov.

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный. Створки концентрически-волнистые, 33—96 мкм в диам. Ареолы локулярные, с наружным фораменом и внутренним куполовидным велумом, 12—16 в 10 мкм. Форамены ареол в средней части диска обычно в два раза больше, чем у ареол в прикраевой зоне, и почти в четыре раза больше, чем у ареол на загибе. Ареолы в центральной части створки расположены беспорядочно, плотно или рассеянно, либо одна или несколько ареол в центре створки изолированы. Одинарные радиальные ряды ареол на середине радиуса створки переходят в двойные, а в прикраевой зоне диска — в трех-четырехрядные, образуя пучки. Ребровидные утолщения, разделяющие пучки ареол, выпуклые или уплощенные, 4—6 в 10 мкм, продолжающиеся с лицевой части створки до середины загиба. От каждого ребровидного утолщения на границе с загибом отходит конический шип. Центральные выросты с тремя опорами (в числе до трех) сгруппированы близ центра створки. Двугубых выростов несколько, они размещены на границе с загибом. Загиб створки, 3—5 мкм выс., с мелкими ареолами в коротких вертикальных (2—7 ареол в вертикальном ряду, 36—40 рядов ареол в 10 мкм) и косопересекающихся рядах. Край загиба гиалиновый. На границе ареолированной части загиба и его гиалинового края расположены более или менее равномерно более крупные ареолы. В основании ребровидных утолщений (каждого, редко второго) на лицевой поверхности загиба отчетливо видны наружные отверстия краевых выростов с опорами (см. таблицу, *2*). Последние на внутренней поверхности створки заканчиваются незначительно выступающими трубками с тремя опорами (см. таблицу, *5*, *6*).

Ниже наружных отверстий краевых выростов с опорами до конца загиба идут 3—5 (редко 2) ареол в вертикальном ряду; между двумя соседними наружными отверстиями краевых выростов с опорами находятся 6—8 (редко 11) рядов ареол (см. таблицу, *1*—*6*).

Тип: Камчатка, Центральная Камчатская депрессия, скв. 6 (пос. Быстрая), гл. 213.5 м, тонкослоистый алевролит, верхний плиоцен (?) — нижний плейстоцен, в массе; коллекция С. П. Озорниной; хранится в лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (Минск), № 108 К.

Данный вид имеет сходство со *Stephanodiscus determinatus* Churs. (Хурсевич, 1987: 355, рис. 5, 6), но отличается от последнего присутствием центральных выростов с тремя опорами и нескольких двугубых выростов.

От *Stephanodiscus niagarae* Ehr. (Theriot, Stoermer, 1981 : 64—72, fig. 1—21) этот вид отличается более плотным размещением шипов и краевых выростов с опорами.

Stephanodiscus nativus, *S. determinatus*, *S. niagarae* и некоторые другие таксоны образуют группу близкородственных видов, в которую объединены таксоны с узкими и относительно широкими пучками ареол, отделенными друг от друга ребровидными утолщениями или хорошо выраженными ребрами. Последние продолжаются с лицевой части створки до 1/2—2/3 ее загиба. Краевые выросты с опорами расположены на загибе в удалении от шипов.

Пресноводный вымерший вид.

Поздний плиоцен (?) — ранний плейстоцен — Центральная Камчатская депрессия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Евтеева И. С., Лупикина Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 1968. 227 с. — *Хурсевич Г. К.* Морфология новых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) и их стратиграфическое значение // ДАН БССР. 1987. Т. 31, № 4. С. 355—357. — *Хурсевич Г. К., Логинова Л. П.* Возраст и палеогеографические условия формирования древнеозерных отложений Речицкого Приднепровья (по данным изучений диатомей) // Плейстоцен Речицкого Приднепровья Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1986. С. 76—142. — *Хурсевич Г. К., Пирумова Л. Г.* Новые представители рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*) из Шамб-Дарабасского месторождения диатомитов Армении // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1710—1712. — *Theriot E., Stoermer E. F.* Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (*Bacillariophyta*) // J. Phycol. 1981. Vol. 17. P. 64—72.

Институт вулканологии ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский;
Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск;
Центральная комплексная тематическая экспедиция
ПГО «Камчатгеология»,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 10 XII 1987.

УДК 582.267.273 Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

К. Л. Виноградова, Т. А. Яковлева

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *PETROCELIS HENNEDYI* И *P. POLYGYNA* (*RHODOPHYTA, CRUORIACEAE*)

K. L. VINOGRADOVA, T. A. JACOVLEVA. ON THE SYSTEMATIC POSITION OF THE SPECIES *PETROCELIS HENNEDYI* AND *P. POLYGYNA* (*RHODOPHYTA, CRUORIACEAE*)

В результате изучения беломорской популяции вида *Petrocelis hennedyi*, впервые обнаруженного в морях СССР, и *P. polygyna* из Восточно-Сибирского моря, известного ранее в Чукотском море по неполному описанию F. Kjellman (1883), существенно дополняется характеристика и уточняется систематическое положение двух видов, для которых восстанавливается род *Haemescharia*.

Корковые водоросли, относимые обычно к сем. *Cruoriaceae*, — одна из наиболее слабо изученных групп во флоре северных морей СССР. В настоящее время в Чукотском море известен *Petrocelis polygyna* (Kjellm.) Schmitz (Kjellman, 1883), кроме того, имеется несколько непроверенных указаний на нахождение *Cruoria pellita* (Lyngb.) Fries в Белом и Баренцевом морях и *Petrocelis middendorfii* (Rupr.) Kjellm. — на Новой Земле (Зинова, 1955; Виноградова, 1964).

Летом 1985 г. в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря Т. А. Яковлева обнаружила вид, известный в настоящее время как *Petrocelis hennedyi* (Harv.) Batt. Это первая находка вида не только в Белом море, но и в морях СССР в целом. В альгологическом материале, собранном экспедицией Зоологического института АН СССР в Восточно-Сибирском море (Чаунская губа), нами был обнаружен вид, который однозначно определяется как *P. polygyna* (Kjellm.) Schmitz. Эти виды интересны не только как дополнение к флоре морей СССР. Они занимают обособленное положение в роде *Petrocelis*, их систематический статус требует пересмотра.

Обширный материал позволил нам изучить малоизвестные детали строения вегетативного слоевища и репродуктивных органов указанных видов, проследить некоторые стадии развития гонимобласта, тем самым дополнить характеристику видов и уточнить их систематическое положение.

Petrocelis hennedyi является характерным представителем беломорской флоры, так как встречается часто, покрывая заметные площади дна в нижней литорали в поясе *Laminaria saccharina* и в сублиторали до глубины 5—12 м. Поселяется на камнях, раковинах, других корковых водорослях и ризоидах *Laminaria*. Растет в виде тонких слизистых корок округлой формы до 1.5—2 см в диам., которые, разрастаясь, сливаются и образуют сплошную корку неправильных очертаний. Корка состоит из трех слоев: гипоталлия, периталлия и субгипоталлия. Гипоталлий однослойный, состоит из радиально расположенных разветвленных горизонтальных нитей. Поскольку нити периталлия в нижней части ориентированы горизонтально и прилегают к нитям гипоталлия, последний может казаться многослойным. Этим, по-видимому, объясняются имеющиеся в литературе указания на многослойный гипоталлий (Fletcher, Irvine, 1982). Клетки гипоталлия неправильно-многоугольные, горизонтально вытянутые, 5—20×3—7 мкм на радиальном срезе, с небольшим выростом в месте отхождения клетки периталлия (рис. 1, *Б*).

Характерным признаком всего рода *Petrocelis*, отличающим его от *Cruoria*, считается развитие субгипоталлия, т. е. ризоидных нитей, отходящих от клеток гипоталлия вниз (Denizot, 1968). На изученном материале можно было наблюдать, что субгипоталлий развивается в разной мере в зависимости от условий

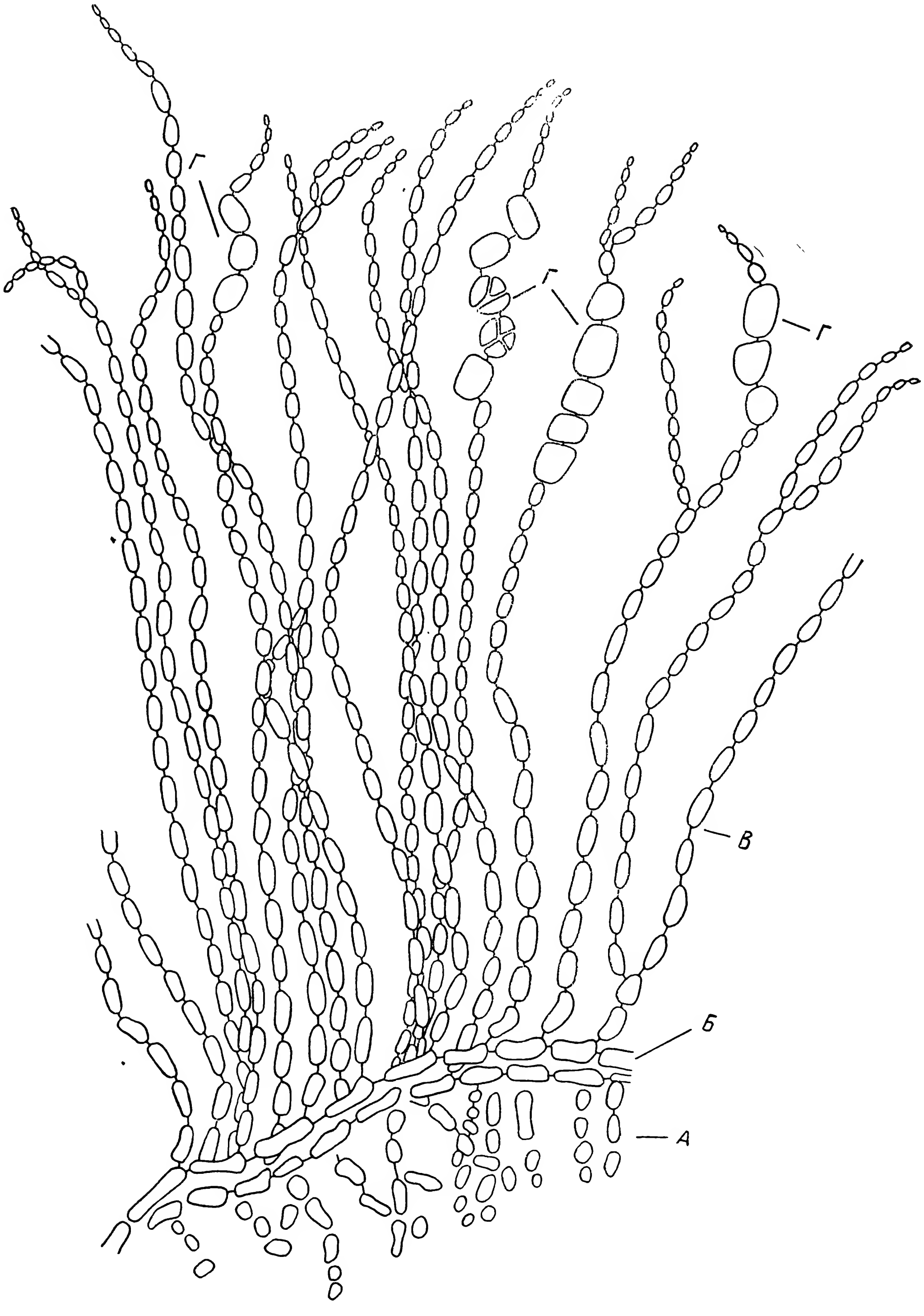


Рис. 1. *Haemescharia hennedyi.*

Часть слоевища с тетраспорангиями. *А* — субгипоталлий, *Б* — гипоталлий, *В* — нити периталлия, *Г* — тетраспорангии на разной стадии зрелости.

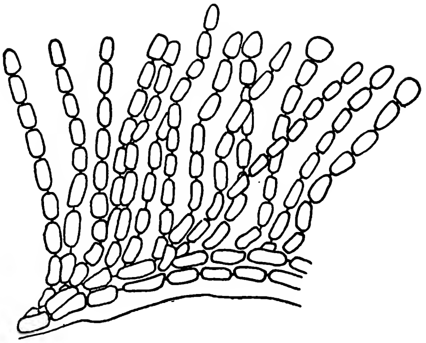


Рис. 2. *Haemescharia kennedyi.*
Часть корки с крупными верхушечными клетками.

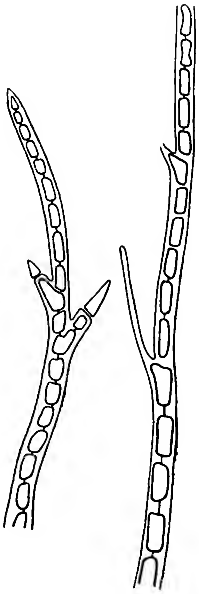


Рис. 3. *Haemescharia kennedyi.*
Нити периталлия с волосовидными веточками.

среды и характера субстрата. В защищенных от прибоя местах и на камнях с гладкой поверхностью растения прикрепляются к субстрату непосредственно гипоталлием (рис. 2). Вероятно, этим объясняется отсутствие ризоидного слоя у *P. kennedyi*, выращенного в культуре (Fletcher, Irvine, 1982). У молодых растений ризоиды обычно отсутствуют или развиты очень слабо; наоборот, у старых растений на неровном субстрате образуется хорошо развитый слой ризоидных нитей, достигающий 70 мкм в толщину (рис. 1, *A*). В литературе подобное развитие субгипоталлия у вида не отмечалось, имеются указания лишь на рудиментарные ризоидные клетки (Rosenvinge, 1917). Нити периталлия рыхлые, соединенные слизистым веществом, легко разделяющиеся, в нижней части дуговидно изогнутые в направлении роста гипоталлия, выше — вертикальные, простые или разветвленные. Анастомозы между клетками соседних нитей отсутствуют. Ветвление боковое, вильчатое, ветви приурочены к нижним и субапикальным частям нитей (рис. 1, *B*). Обильное образование субапикальных вильчатых веточек 1—2-го порядков происходит в период размножения. Кроме того, встречаются короткие (1—2-клеточные) боковые веточки, среди которых многие имеют волосовидную верхушку. Подобные волосовидные гиалиновые структуры образуются латерально на клетках периталлия и имеют вид одноклеточных коротких (до 40 мкм длины) быстроопадающих волосков (рис. 3), а также терминально на апикальных клетках периталлия (Rosenvinge, 1917; наши наблюдения). Эти структуры весьма сходны со структурами, описанными как трихогины у *Petrocelis* (=*Haemescharia*) *polygyna* (Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1899).

Клетки периталлия цилиндрические или эллипсоидные, 5—17×3—8 мкм. Характер клеток меняется в зависимости от возраста корки. В молодых корках клетки почти одинаковой ширины, формы и пигментации по всей длине нити, апикальные клетки заостренные, конические. В старой корке различия между нижними и верхними клетками становятся более резкими. В нижней части клетки заметно толще, имеют четковидную форму и зернистый протопласт. Кроме того, встречаются короткие нити с тупыми верхушками (рис. 2). Это свя-

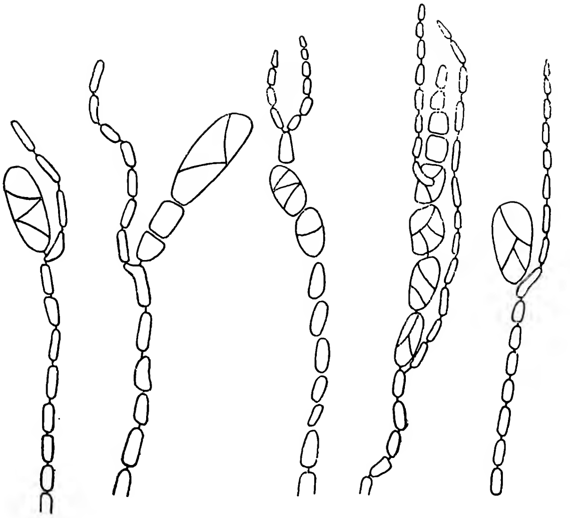


Рис. 4. *Haemescharia hennedyi.*
Нити периталлия с тетраспорангиями.

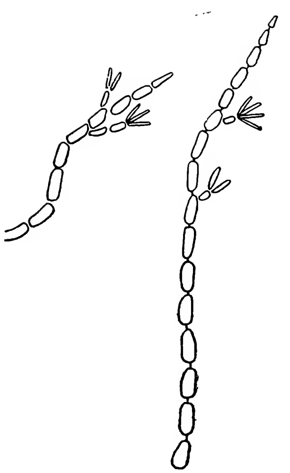


Рис. 5. *Haemescharia hennedyi.*
Нити периталлия со сперматангиями.

зано обычно с тем, что апикальные части нитей (особенно после плодоношения) обрываются. В нижней части периталлия можно наблюдать боковые клеточные нити, которые пронизывают периталлий в горизонтальном направлении. Подобные нити отмечались у вида на побережье Англии (Fletcher, Irvine, 1982).

Высота слоевища определяется степенью развития субгипоталлия и числом клеток в нитях периталлия. Максимальная высота слоевища — 1 мм, число клеток периталлия колеблется от 5 до 70. Обычно нити образованы 15—30 клетками.

В Белом море, как и в других районах распространения вида (Англия, Гельголанд), среди нитей периталлия обитает *Codiolum petrocelidis.*

Проведенное исследование подтверждает имеющиеся в литературе данные (Rosenvinge, 1917; Fletcher, Irvine, 1982) о наличии полового размножения у *Petrocelis hennedyi.* В отличие от других видов *Petrocelis* данный вид характеризуется изоморфной сменой форм развития, в которой гаметофит и спорофит представлены корковым слоевищем. Летом в Белом море обе формы развития встречены в одних и тех же местообитаниях в зрелом состоянии.

Тетраспорангии образуются интеркалярно в результате превращения клеток периталлия и собраны в цепочки по 3—5 (9—11) вместе. Как правило, они занимают субапикальное положение и заканчиваются простой или вильчато разветвленной верхушкой из 1—8 клеток (рис. 1, *Г*; 4). Встречающиеся изредка апикальные спорангии представляют собой оставшиеся на растении самые нижние в цепочке, выхода спор из которых не произошло. Перегородки в спорангиях проходят в разных направлениях, так что деление их можно рассматривать как неправильно крестообразное, неупорядоченное и в некоторых случаях неправильно зональное (рис. 1, 4). Зрелые тетраспорангии заметно крупнее вегетативных клеток (обычно 14—16×11—16 мкм), встречаются и более крупные вытянутые в длину спорангии (15—36×8—14 мкм). Последние часто прорастают в нить прямо на материнском растении. Нередко можно наблюдать, как тетраспорангии принимают боковое положение в результате того, что нижележащая вегетативная клетка трогается в рост и смещает тетраспорангий или цепочку тетраспорангиев в сторону (рис. 4).

Сперматангии развиваются в субапикальных участках периталлия на 1—2-клеточных веточках по 2—4 вместе и имеют вид удлиненных клеток (8—

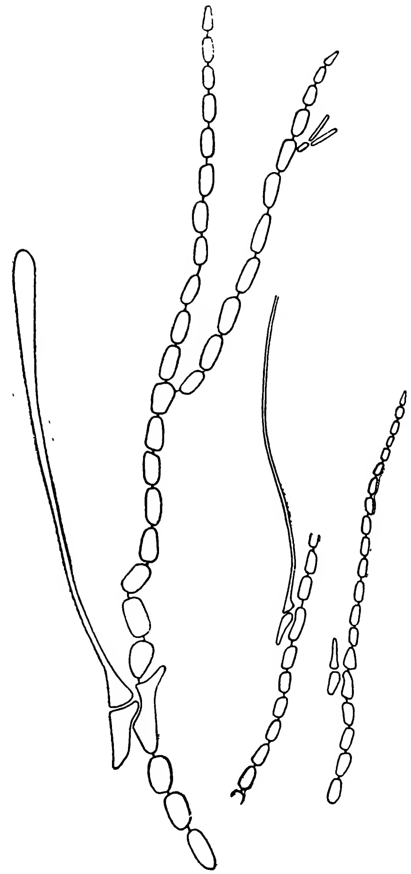


Рис. 6. *Haemescharia hennedyi.*

Нити периталлия с карпогонными ветвями.

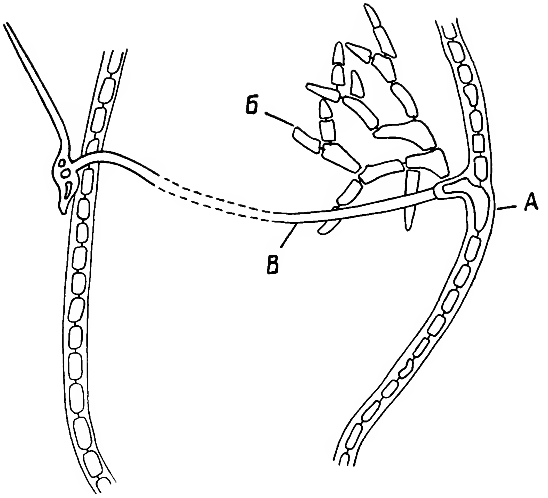


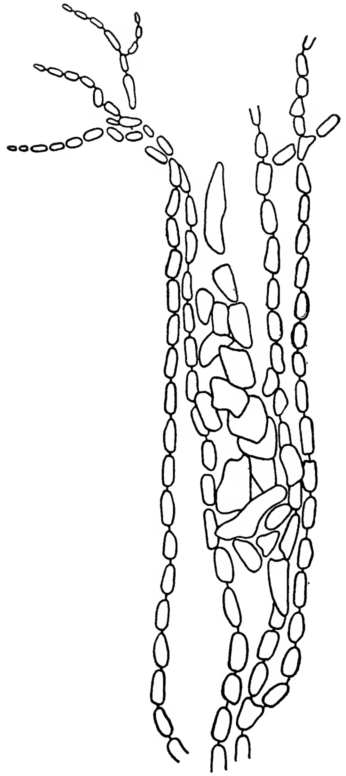
Рис. 7. *Haemescharia hennedyi.*

Начальные стадии развития гонимобласта. *А* — ауксиллярная клетка, *Б* — нити гонимобласта, *В* — соединительная нить.

11.5×2.5—3 мкм), изредка они образуются непосредственно на клетках вертикальных нитей (рис. 5).

Гаметофиты однодомные, сперматангии и карпогонные ветви развиваются на одних и тех же нитях (рис. 6). Карпогонные ветви 2—3-клеточные, расположены перицентрально. Несущей клеткой служит любая вегетативная клетка, которая отличается от остальных большими размерами и неправильной формой (рис. 6). Трихогина длинная, до 170 мкм дл. Нижняя клетка карпогонной ветви вытянута вниз, что легко отличает карпогонную ветвь от коротких боковых веточек с волосовидными верхушками (рис. 6) (см. Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1899; Lund, 1959). После оплодотворения карпогон делится и дает начало одной или нескольким соединительным нитям. Последние отходят в разные стороны от карпогона и тянутся в горизонтальном направлении к ауксиллярной клетке, достигая значительной длины. Поперечные перегородки в соединительных нитях не наблюдались. Ауксиллярные клетки развиваются отдельно от карпогонной ветви из обычных вегетативных клеток. Развитие гонимобласта начинается от ауксиллярной клетки после слияния ее с соединительной нитью. В верхней части клетки образуется вырост, с которым и сливается соединительная нить, при этом ауксиллярная клетка увеличивается в размерах в 1.5—2 раза. Гонимобласт на ранних стадиях развития представляет собой односто-

Рис. 8. *Haemescharia kennedyi.*
Зрелый гонимобласт.



ронне разветвленное однорядно-нитчатое образование из 20—25 клеток (рис. 7, *Б*). Все клетки нитей гонимобласта превращаются в карпоспорангии (14—35×5—14 мкм). Наиболее часто встречаются мелкие карпоспорангии (14×14 мкм) неправильной формы. Зрелый гонимобласт представляет собой скопление карпоспор, которое имеет эллипсоидную или веретеновидную форму, 80—154×40—70 мкм (рис. 8).

Наличие полового размножения, изоморфная смена форм развития, строение тетраспорангиев принципиально отличают *P. kennedyi* от остальных видов *Petrocelis*, которые, как показали многочисленные исследования последних лет (см. Guiry et al., 1984, и др.), имеют гетероморфный цикл и связаны как спорофит и гаметофит с видами *Mastocarpus* (*Gigartina*). Вопрос об обособленности вида и необходимости выделения его в самостоятельный род уже обсуждался в литературе (Denizot, 1968; Fletcher, Irvine, 1982). В этой связи предположительно назывался род *Haemescharia* Kjellm., который был описан в 1883 г. на основе вида *H. polygyna* из Чукотского моря, но затем помещен в синонимы рода *Petrocelis*. Однако окончательному заключению о связи видов *P. kennedyi* и *P. polygyna* мешали недостаточно полное первоописание *P. polygyna*, сделанное на скудном материале плохой сохранности, неудовлетворительная интерпретация наблюдаемых автором признаков, невозможность изучить типовой материал (получить типовой образец из Гербария в Упсале нам не удалось). Однако нахождение в Восточно-Сибирском море вида, который обладал всеми признаками *Haemescharia polygyna* Kjellman и, кроме того, неизвестными ранее репродуктивными органами, позволило более определенно говорить о систематическом положении двух видов и восстановлении рода *Haemescharia* Kjellm.

Petrocelis polygyna широко представлен в сублиторали Чаунской губы на глубине 3—7 м, где он наряду с другими корковыми водорослями — *Cruoria pellita*, *Hildenbrandtia prototypus*, *Pseudolithoderma rosenvingii* и др. — покрывает камни и гальку, при этом, как правило, растет только на *Pseudolithoderma* в виде тонких мелких корок округлых очертаний, которые при срастании образуют общую корку до 1 см в диам. Однослойный гипоталлий состоит из радиально ориентированных рыхло расположенных нитей. Клетки нитей гипоталлия 14—20×5—9 мкм, удлиненные в 2—3 раза на радиальном срезе и почти изодиаметрические на тангентальном (рис. 9). Субгипоталлий не развит. Вертикальные нити отходят по одной от каждой клетки гипоталлия, прямые или несколько изогнутые в месте отхождения, соединенные слизистым веществом, без анастомозов, при нажатии отделяющиеся друг от друга, но в меньшей степени, чем у *P. kennedyi*, простые или редко вильчато разветвленные на уровне нижней клетки. Единично встречены нити с вильчато разветвленной верхушкой. Периталлий слагают нити трех типов, что соответствует описанию Kjellman (1883): длинные, 120—200 мкм из 10—18 клеток, короткие, менее 100 мкм из 5—9 клеток и нити, несущие волосовидные структуры (трихогины в интерпретации Kjellman). Клетки длинных нитей 8—12 мкм дл. и 4—7 мкм шир. (без оболочек), с отноше-

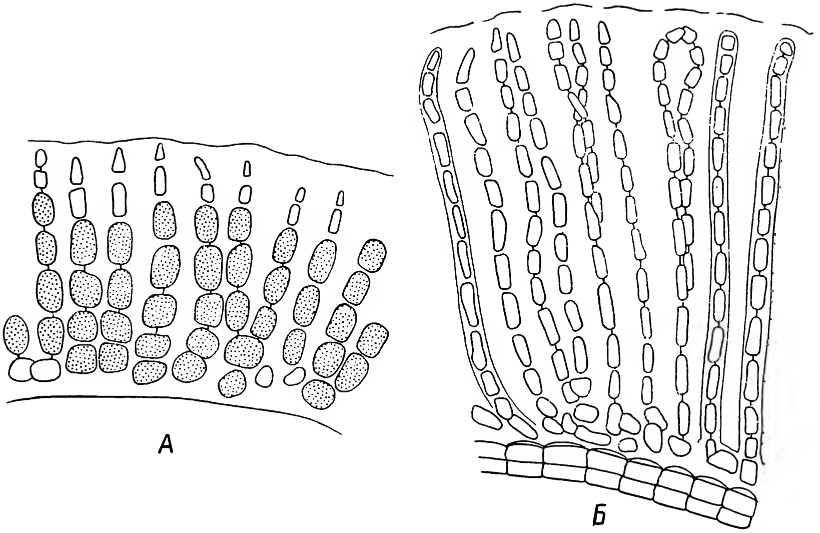


Рис. 9. *Haemescharia polygyna.*
Часть слоевища с коротким (*А*) и длинным (*Б*) периталлием на радиальном срезе.

нием длины к ширине 1.5—2 : 1 (рис. 9, *Б*), сходных размеров и формы по всей длине нитей. Клетки коротких нитей отличаются более крупными размерами, 8—12 (15) мкм в диам., сферическими очертаниями, более интенсивно окрашенным содержимым, что делает их похожими на молодые неподеленные тетраспорангии (рис. 9, *А*). В старых корках все клетки имеют указанное строение, в молодых — нижние 3—6 клеток резко отличаются от 1—3 верхушечных клеток (рис. 9, *А*). Легко допустить, что именно эти структуры Kjellman интерпретировал как ряды карпоспорангиев (cystidia), однако очевидно, что это вегетативные клетки, не имеющие отношения к размножению. По нашим наблюдениям, подобные ряды клеток встречаются также в нижней части периталлия у *Petrocelis kennedyi*, особенно в старых корках после опадения верхних частей нитей и нередко у *Cruoria pellita*. Волосовидные образования многочисленные, по нескольку на каждой нити, хотя их развитие наблюдается не всегда. Они имеют вид тонких одноклеточных волосков 20—35 мкм дл., сидящих на боковых одноклеточных (3.5×2.5 мкм) веточках в средних и апикальных частях нитей периталлия (рис. 10, 11). Иногда волоски наблюдались на верхушке нитей. Неоднократно были встречены нити, заканчивающиеся более крупной клеткой округлых очертаний, подобно той, что изображена Kjellman на табл. 11, рис. 9 как тетраспорангий. Нами были обнаружены настоящие тетраспорангии на разных стадиях развития, которые образуются на коротких и длинных нитях периталлия (рис. 12). Они располагаются интеркалярно в средних участках нитей цепочкой по 2—3 (5) и заканчиваются 1—2-клеточной стерильной верхушкой. Деление — неправильно крестообразное, неупорядоченное, неправильно зональное. Зрелые тетраспорангии 14—23 мкм дл. и 9—13 мкм шир.

Карпогонные ветви двухклеточные, расположенные перицентрально. Трихогина 85 мкм дл., несколько расширенная в верхней части. Зрелые гонимобласты веретеновидной формы (140×43 мкм) содержат до 25 карпоспорангиев (16—20×9—19.5 мкм).

Из данного описания следует, что вид, найденный нами в Чаунской губе, оказывается тождественным *Haemescharia polygyna* Kjellman из Чукотского моря, что проявляется как в общем плане строения, так и в конкретном проявлении признаков. В частности, в Чаунской губе обнаружены нити, несущие

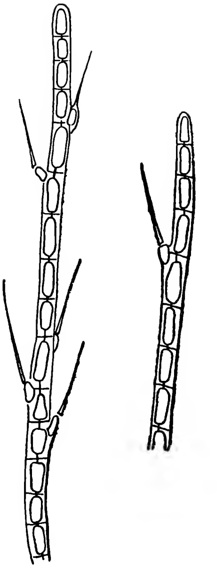


Рис. 10. *Haemescharia polygyna.*
Нити периталлия с волосовидными веточками.

одноклеточные боковые веточки с волосовидной верхушкой, свойственные *Haemescharia polygyna* Kjellman. Это образования, которые Kjellman принимал за трихогины и которые дали название его виду. По наличию сходного с трихогиной выроста и слабой пигментации их можно принять за карпогоны (Rosenvinge, 1899; Lund, 1959), однако тщательное изучение показывает, что это вегетативные структуры разнообразной формы. Они характерны также для *P. hennedyi* (Rosenvinge, 1917, 1926) и *Cruoria pellita* (Kylin, 1928). Наличие наряду с ними типичной карпогонной ветви характерного строения подтверждает ошибочность объяснения Kjellman. Присутствие волосовидных структур не является постоянным признаком, многие корки лишены их полностью. По-видимому, их образование связано с определенным состоянием слоевища.

Наряду с этим вид из Чаунской губы оказывается близким к *Petrocelis hennedyi*. Сходство выражается в наиболее существенных признаках: в общем плане строения, форме карпогонной ветви и гонимобласта и, что особенно следует подчеркнуть, в способе образования и форме тетраспорангиев. Различия между ними менее существенны. Первый вид отличается более крупными и толстыми корками, более слизистым и рыхлым периталлием, длинными вертикальными нитями, развитым ветвлением, особенно в верхней части нитей, формой клеток, в частности апикальных. Указанные признаки варьируют, что можно было наблюдать в пределах беломорской популяции *P. hennedyi*, тем не менее на данном этапе изученности этих видов и невозможности изучения их типов существующие различия следует считать видовыми. *P. hennedyi* — высокобореальный европейский вид, известный на побережье Великобритании, Дании, западной части Балтийского моря, Норвегии, Исландии, Белого моря. *P. polygyna* — арктическо-высокобореальный циркумполярный вид, отмеченный на побережье западной Норвегии, Гренландии, Арктической Америки, Чукотского и Восточно-Сибирского морей (Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1899, 1926; Printz, 1926). Следует отметить, что S. Lund (1959) под названием *P. polygyna* на восточном побережье Гренландии описывает, по-видимому, *P. hennedyi*. Сходство между видами заставляет отнести их к одному роду.

Наличие у *P. polygyna* тетраспорангиев типа *P. hennedyi* делает возможным выделение обоих видов из рода *Petrocelis* и восстановление для них рода *Haemescharia*. В связи с этим мы предлагаем новую комбинацию: **Haemescharia hennedyi (Harv.) Vinogr. et Jacovleva comb. nov.** (=*Actinococcus hennedyi* Harvey, 1857, Nat. Hist. Rev., 4 : 202, tab. 13A, fig. 1, *Petrocelis hennedyi* (Harv.) Batters, 1889 : 94, Mar. alg. Berw. Tweed, tab. II, fig. 3—4).

Вопрос о том, к какому семейству следует относить данный род, также требует обсуждения. На основе развития карпоспорофита у *P. hennedyi* (Rosenvinge, 1917) весь род *Petrocelis* J. Ag., 1851 (типом которого является *P. cruenta* J. Ag.) был перенесен из сем. *Squamariaceae* в сем. *Cruoriaceae* (Kylin, 1928), в составе которого и находился до недавнего времени. Появление данных о связи видов *Petrocelis* с видами *Mastocarpus* привело к перемещению рода в сем. *Gigartinaceae* (Parke, Dixon, 1976, и др.) и в сем. *Petrocelidaceae* (Denizot, 1968). В последнее семейство наряду с видами *Petrocelis* вошел также род *Mastocarpus*, вобравший в себя виды *Gigartina*, имеющие спорофитную стадию типа *Petrocelis*. При этом то, что у *P. hennedyi* в отличие от других видов *Petrocelis* имеются

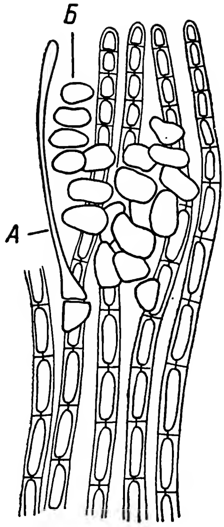


Рис. 11. *Haemescharia polygyna.*

Часть слоевища с карпогонной ветвью (*А*) и гонимобластом (*Б*).

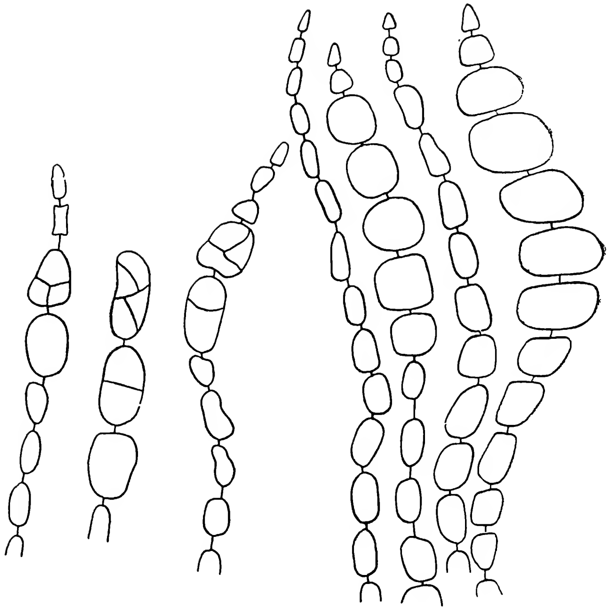


Рис. 12. *Haemescharia polygyna.*

Нити периталлия с тетраспорангиями.

половое размножение и корковый гаметофит, подвергалось сомнению и не учитывалось, поэтому при таксономических перемещениях род рассматривался в целом. Изучение *P. hennedyi* с побережья Англии в культуре (Fletcher, Irvine, 1982) подтвердило данные K. Rosenvinge о наличии у него полового размножения и тем самым поставило под вопрос положение вида в сем. *Petrocelidaceae.* Однако развитие гонимобласта и положение ауксиллярной клетки прослежено не было. Не имея этих данных и основываясь на различиях в способе деления тетраспорангиев у *P. hennedyi* и *Cruoria pellita*, типового вида сем. *Cruoriaceae*, R. Fletcher и L. Irvine предлагают рассматривать *P. hennedyi* как род insertae sedis, но близкий к *Cruoriaceae.*

Проведенное нами сравнительное изучение показывает, что род *Haemescharia* наряду с *Cruoria* должен быть помещен в сем. *Cruoriaceae.* О сходстве видов рода *Haemescharia* и *C. pellita* свидетельствуют следующие признаки: корковидное необызвествленное слоевище; наличие субгипоталлия; однослойный гипоталлий; отхождение от каждой клетки гипоталлия только одной вертикальной нити; периталлий из простых или вильчато разветвленных восходящих нитей, дуговидно изогнутых в основании; отсутствие анастомозов между клетками нитей периталлия; сперматангии, образующиеся по 2—4 на одноклеточной веточке в верхней части вертикальных нитей; 2—3-клеточная карпогонная ветвь с длинной трихогиной, занимающая латеральное положение на вертикальных нитях; длинные, лишенные перегородок соединительные нити; ауксиллярная клетка, отделенная от карпогона, ею служит обычная интеркалярная клетка вертикальной нити; зрелый гонимобласт — скопление карпоспор веретеновидной формы; изоморфная смена форм развития.

Выделяя сем. *Petrocelidaceae*, M. Denizot (Denizot, 1968) указывал на наличие субгипоталлия как на один из признаков, отличающих *Petrocelis* (в том числе *P. hennedyi*) от *Cruoria.* Однако имеются данные (Rosenvinge, 1917; Kylin, 1928; наши данные), которые показывают, что присутствие ризоидов в равной мере характерно и для рода *Cruoria.* Как уже указывалось, степень развития субгипоталлия зависит от экологических факторов.

Различие между видами *Haemescharia* и *Cruoria* заключается в строении тетраспорангиев. Для *Cruoria pellita* известны очень крупные, одиночные, зонально разделенные тетраспорангии, имеющие латеральное положение на вертикальных нитях. Считая это различие существенным, вместе с тем следует отметить, что у видов *Haemescharia* наряду с неправильно крестообразно разделенными тетраспорангиями можно наблюдать спорангии, деление которых является неправильно зональным. Кроме того, у *H. hennedyi* несущая клетка тетраспорангия способна прорастать, тогда цепочка тетраспорангиев смещается в сторону и занимает боковое положение.

Второе существенное различие усматривалось в деталях развития гонимобласта. По данным H. Kylin (Kylin, 1928), у *Cruoria pellita* гонимобласт развивается от соединительной нити, тогда как у *P. hennedyi* — от ауксиллярной клетки. Однако наряду с этим имеются данные Rosenvinge (Rosenvinge, 1917) по развитию гонимобласта у *Cruoria pellita*, которые показывают, что принципиальной разницы по этому признаку между обсуждаемыми видами нет.

Таким образом, сходство между *Cruoria pellita* и видами *Haemescharia* свидетельствует о принадлежности их к одному сем. *Cruoriaceae*, различия в строении тетраспорангиев — о принадлежности к разным родам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Новые для Мурмана виды водорослей. II // Нов. сист. низш. раст. 1964. С. 114—119. — *Зинова А. Д.* Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 298 с. — *Denizot M.* Les algues floridées encroutantes (à l'exclusion des Corallinacées). Paris, 1968. 310 p. — *Fletcher R.*, *Irvine L.* Some preliminary observations on the ecology, structure and taxonomic position of *Petrocelis hennedyi* (Harvey) Batters (*Rhodophyta*) in Britain // Bot. Marina. 1982. Vol. 25, Fasc. 12. P. 601—909. — *Guiry M. D.*, *West J. A.*, *Kim D.-H.*, *Masuda M.* Reinstatment of the genus *Mastocarpus* Kützing (*Rhodophyta*) // Taxon. 1984. Vol. 1, N 1. P. 53—63. — *Kjellman F. R.* The algae of the Arctic Sea. Stockholm, 1883. 360 p. — *Kylin H.* Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. Lund, 1928. 127 S. — *Lund S.* The marine algae of east Greenland. I. Taxonomical part. København, 1959. 247 p. — *Parke M.*, *Dixon P. S.* Check-list of British marine algae — third revision // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1976. Vol. 56. P. 527—594. — *Printz H.* Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Oslo, 1926. 274 S. — *Rosenvinge L. K.* Deuxième mémoire sur algues marines du Groenland // Meddelelser om Grønland. Kjøbenhavn, 1899. P. 1—125. — *Rosenvinge L. K.* The marine algae of Denmark. Pt. 2. *Rhodophyceae* (*Cryptonemiales*). København, 1917. P. 1—174. — *Rosenvinge L. K.* Marine algae collected by Dr. H. G. Simmons during the 2$^{\text{nd}}$ Norwegian arctic expedition in 1898—1902 / // Report Second Korw. Arct. Exp. «Fram» 1898—1902. Oslo, 1926. N 37. 40 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IX 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.513+571.17)

Н. А. Некратова, С. Н. Выдрина, С. И. Михайлова, Н. Ф. Некратов, Л. Б. Сигарева

РАСТЕНИЯ НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ. ДВУДОЛЬНЫЕ ПЕРВИЧНОПОКРОВНЫЕ СВОБОДНОЛЕПЕСТНЫЕ И ВТОРИЧНОПОКРОВНЫЕ

N. A. NECRATOVA, S. N. VYDRINA, S. I. MIKHAILOVA, N. F. NECRATOV' L. B. SIGARJOVA. NEW AND RARE PLANTS FOR THE KUZNETSKY ALATAU. DICOTYLEDONOUS PRIMARY-CHLAMYDOUS FREE-PETALEOUS AND SECONDARY-CHLAMYDOUS PLANTS

Проведено флористическое изучение Кузнецкого Алатау в пределах Красноярского края и Кемеровской обл. в 1975—1986 гг. Выявлен 1 вид, новый для Красноярского края, 35 видов, новых для Кузнецкого Алатау, новые местонахождения 29 редких видов для этого района и 16 видов, обычных для лесных районов Западной Сибири и Красноярского края, но ранее не приводимых для Кузнецкого Алатау.

В данном сообщении продолжен перечень новых и редких растений для Кузнецкого Алатау (Некратова и др., 1988).

1. *Aconitum smirnovii* Steinb. Азиатский вид,[1] редкий для Красноярского края. На Кузнецком Алатау был известен лишь с горы Бобровой (Флора Красноярского края, 1976).

Хакасская А. О., голец Челбак-Таскыл, тундра, 1300—1500 м над ур. м., 15 VIII 1976, 21 VII 1977.

2. *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub (*Anemone caerulea* DC.). Европейско-южносибирский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. оз. Берчикуль (Крылов, 1958).

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, около пос. Мирный, луг, 25 V 1977.

3. *Aquilegia brevicalcarata* Kolokoln. ex Serg. Южносибирско-среднеазиатский вид; редкий в Красноярском крае, где был известен только с хр. Хансын и верховьев р. Иксу (Флора Красноярского края, 1976).

Хакасская А. О., верховья р. Черный Июс, альпийский луг, 22 VI 1977.

4. *Corydalis solida* (L.) Clairv. Евросибирский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Белый Июс, долина ручья Таржуль, 650 м над ур. м., 17 V 1980.

---

[1] В статье приняты следующие обозначения для характеристики общего распространения видов. К «евразийским» отнесены виды, широко распространенные в Европе и в умеренной Азии. К «азиатско-американским» — виды, распространенные в умеренных широтах Азии и Северной Америке. К «азиатским» — виды, встречающиеся в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии, часто в горах Средней и Центральной Азии. Виды азиатского распространения, единично отмеченные в Европе для районов, примыкающих к западному макросклону Урала, отнесены к «азиатским» видам. Общее распространение видов дается по «Флоре СССР» (1934—1965).

5. *Alyssum lenense* Adams. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из долины р. Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, около оз. Пионерское, 680 м над ур. м., 22 V 1980.

6. *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен из долины р. Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., борт долины р. Большая Сыя, 850 м над ур. м., 12 VI 1978; борт долины р. Малая Сыя, южный склон, скальные выходы, 24 VI 1980; борт долины р. Белый Июс ниже устья р. Малая Сыя, 750 м над ур. м., 18 V 1980.

7. *Draba cana* Rydb. (*D. lanceolata* Royle). Азиатско-американский вид. На Кузнецком Алатау был известен из 2 местонахождений: р. Казанка и водораздел Изекиюла — Малая Собака (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, остепненный склон, 9 VI 1978; бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, 7 VI 1977; близ гольца Подлунный, у заброшенной штольни (выше границы леса), 25 VI 1976.

8. *D. nemorosa* L. Голарктический вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, у дороги, 3 VII 1976; бассейн р. Туим, ручей Спиринка, 650 м над ур. м., 31 V 1980.

9. *Erysimum hieracifolium* L. (*E. marschallianum* Andrz.). Евразийский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, у дороги, 3 VII 1976.

10. *Noccaea cochleariformis* (DC.) A. et D. Löve (*Thlaspi cochleariforme* DC.). В основном азиатский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, остепненный склон, 9 VI 1978; бассейн р. Белый Июс, ручей Таржуль, 560 м над ур. м., 17 V 1980.

11. *Stevenia cheiranthoides* DC. Монголо-сибирский вид. На Кузнецком Алатау был известен только из долины р. Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., гора Коктах, лиственничник, 15 VII 1975.

12. *Drosera rotundifolia* L. Циркумполярный бореальный вид, редкий для Кузнецкого Алатау. Ценное лекарственное растение. Для западного макросклона Кузнецкого Алатау были указаны только 2 местонахождения (в верховьях р. Томь) в работе «Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР» (1983).

Кемеровская обл., окр. пос. Чексу, кустарничково-сфагновое болото, 27 VI 1982.

13. *Ribes procumbens* Pall. Азиатский вид, известный на Кузнецком Алатау лишь из окр. рудника Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., бассейн р. Белый Июс, верховья р. Сарык-Чул, 1 VIII 1980.

14. *Alchemilla orbicans* Juz. Южносибирский вид, собранный ранее на Кузнецком Алатау около рудника Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, ручей Леонтьевский, луг, 20 VII 1975.

15. *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. Азиатский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс около пос. Малая Сыя, остепненный склон, 18 V 1980.

16. *Potentilla elegantissima* Polozh. Южноенисейский эндемик, известный на Кузнецком Алатау только из окр. рудника Улень (Флора Красноярского края, 1975).

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, остепненный склон, 13 VI 1982.

17. *P. evestita* Th. Wolf. Азиатский вид, редкий в Красноярском крае (Флора Красноярского края, 1975). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., низовья р. Большая Сыя, остепненный склон, 800 м над ур. м., 9 VI 1978; бассейн р. Туим, ручей Спиринка, 680 м над ур. м., 31 V 1980.

18. *P. ornithopoda* Tausch. Южносибирский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, ручей Макаровский, у дороги, 8 VII 1976; долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, 8 VIII 1986.

19. *Astragalus vaginatus* Pall. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Большая Сыя, лес, 900 м над ур. м., 9 VI 1978.

20. *Caragana frutex* (L.) C. Koch. Евразийский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., борт долины р. Тутуяс, закустаренный склон, 29 VI 1982.

21. *Hedysarum gmelinii* Ledeb. В основном азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, юго-восточный остепненный склон, 700 м над ур. м., 2 VII 1981; борт долины р. Изекиюла около пос. Шипилинск, щебнистый склон, 10 VIII 1986.

22. *Oxytropis nuda* Basil. Эндемик среднесибирских островных степей, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау. Наше местонахождение (54°12′ с. ш. и 90° в. д.), видимо, самое западное для вида.

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, окр. оз. Пионерское, 450 м над ур. м., 28 V 1980.

23. *O. strobilacea* Bunge. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Большая Сыя, остепненный склон, 900 м над ур. м., 9 VI 1978; борт долины р. Малая Сыя, остепненный склон, 13 VI 1982.

24. *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb. Азиатский вид, редкий в Красноярском крае (Флора Красноярского края, 1960). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Наше местонахождение (54°10′ с. ш. и 89°20′ в. д.) — самое северное для вида.

Хакасская А. О., голец Челбак-Таскыл, тундра, 1600 м над ур. м., 15 VIII 1976.

25. *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. В основном евразийский синантропный вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Белый Июс, окр. пос. Малая Сыя, у дороги, 29 VI 1980.

26. *Geranium bifolium* Patrin. В основном сибирский вид, редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау было известно 2 местонахождения: около дер. Чебаки и с. Улень (Флора Красноярского края, 1971).

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, луг у дороги, 3 VII 1976; долина р. Большая Сыя, лиственничник, 850 м над ур. м., 12 VI 1978; долина р. Малая Сыя, луг, 8 VII 1981.

27. *G. pseudosibiricum* J. Mayer. Монголо-сибирский вид, редкий в высокогорьях Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979).

Кемеровская обл., верховья р. Белая Уса, ручей Болотный, субальпийский луг, 1100 м над ур. м., 20 VI 1977; хр. Саргая, ручей Шумный, альпийский луг, 1200 м над ур. м., 6 VII 1977; верховья р. Уса, субальпийский луг, 1100 м над ур. м., 16 VI 1977.

28. *G. sibiricum* L. Евразийский синантропный вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, ранее указываемое местонахождение между разъездом Усть-Бюрь и ст. Уйбат (Флора Красноярского края, 1977) находится за пределами его современных границ.

Хакасская А. О., борт долины р. Изекиюла, около пос. Шипилинск, щебнистый склон, 10 VIII 1986.

29. *G. sylvaticum* L. Евразийский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, луг, 2 VII 1976.

30. *Polygala comosa* Schkuhr var. *altaica* Chod. Евразийская разновидность. На Кузнецком Алатау эта разновидность известна лишь из окр. с. Тамалык и с. Усть-Бюрь. Другие приведенные местонахождения (Флора Красноярского края, 1977) находятся за пределами современных границ Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый закустаренный склон, 24 VI 1980.

31. *Hypericum perforatum* L. Евразийский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый склон, 24 VI 1980.

32. *Epilobium montanum* L. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири — реликт третичных широколиственных лесов (Положий, Крапивкина, 1985), основная часть его местонахождений приходится на Северо-Восточный Алтай и Горную Шорию. На Кузнецком Алатау был известен лишь из низовий р. Нижняя Терсь (Крылов, 1935).

Кемеровская обл., Долина р. Уса, окр. пос. Чексу, 26 VI 1982.

33. *Daphne mezereum* L. Евросибирский вид, ранее не приводимый для восточного макросклона Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя выше устья ручья Солгон, юго-восточный склон, пихтовый лес, 700 м над ур. м., 25 V 1977.

34. *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Makino et Yabe (*O. amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim.). Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири встречается в пределах лесного пояса Алтае-Саянской горной системы; является реликтом третичных широколиственных лесов (Положий, Крапивкина, 1985). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Обнаруженное нами местонахождение — 53°50′ с. ш. и 88°16′ в. д. — самое северное для вида в Сибири.

Кемеровская обл., окр. пос. Чексу, пихтово-березовый лес, 25 VI 1982.

35. *Phlojodicarpus popovii* Sipl. (*Ph. sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol. var. *baicalensis* (M. Pop.) Serg.). Монголо-сибирский вид, редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. с. Ефремкино и дер. Чебаки (Флора Красноярского края, 1977).

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, остепненный склон, 13 VI 1982; борт долины р. Изекиюла около пос. Шипилинск, южный каменистый остепненный склон, 3 VIII 1986; борт долины р. Белый Июс в окр. пос. Малая Сыя, крутой юго-восточный склон, 25 VII 1981.

36. *Pyrola media* Sw. Евразийский вид, редкий в Красноярском крае (Флора Красноярского края, 1977). Был известен только в северных предгорьях Кузнецкого Алатау — по р. Барзас (Крылов, 1937). Впервые приводится для восточного макросклона Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, низовья ручья Солгон, на замшенном куруме в смешанном лесу, 6 VII 1976.

37. *Androsace dasyphylla* Bunge. Азиатский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. с. Улень (Флора Красноярского края, 1977).

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, окр. оз. Пионерское, юго-восточный щебнистый склон, 600 м над ур. м., 22 V 1980.

38. *A. lactiflora* Pall. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя около пос. Мирный, луг у дороги, 28 V 1977; бассейн р. Изекиюла, долина ручья Тургаюл, 680 м над ур. м., 2 VIII 1986.

39. *Gentiana aquatica* L. (*G. humilis* Stev.). Азиатско-американский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, луг, 29 V 1977; бассейн р. Туим, ручей Спиринка, 31 V 1980.

40. *G. uniflora* Georgi. Азиатский вид, довольно редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау были известны 2 местонахождения: в окр. рудника Улень (Флора Красноярского края, 1977) и в верховьях р. Малый Казыр (Седельников, 1979).

Хакасская А. О., борт долины р. Большая Сыя в окр. пос. Мирный, остепненный склон, 1000 м над ур. м., 9 VIII 1978.

41. *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс в окр. пос. Малая Сыя, южный остепненный склон, 24 VII 1981.

42. *Cuscuta europaea* L. Евразийский вид, ранее не отмеченный для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя ниже устья ручья Солгон, луг, 19 VIII 1976.

43. *Phlox sibirica* L. В основном азиатский вид, редкий для Красноярского края. На Кузнецком Алатау были известны 2 местонахождения: окр. рудника Улень (Флора Красноярского края, 1977) и по р. Белый Июс (Крылов, 1937).

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый склон, 13 VI 1982.

44. *Brunnera sibirica* Stev. Алтае-Саянский эндемик; основная часть местонахождений приурочена к лесам черневого подпояса Алтая и Западного Саяна (Положий, Крапивкина, 1985). В Сибири является реликтом третичных широколиственных лесов (Ильин, 1938, 1941). Для Кузнецкого Алатау указывается по долинам рек Верхняя Терсь и Нижняя Терсь (Крылов, 1937).

Кемеровская обл., бассейн р. Уса, окр. пос. Чексу, 25 VI 1982.

45. *Cynoglossum officinale* L. Евразийский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, у дороги, 3 VII 1976.

46. *Eritrichium jenisseense* Turcz. ex A. DC. Южносибирский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, ручей Спиринка, юго-восточный склон, 700 м над ур. м., 31 V 1980.

47. *Onosma simplicissima* L. Евразийский вид, редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау был известен только из окр. ул. Иресова и дер. Чебаки (Флора Красноярского края, 1977).

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый склон, 24 VI 1982.

48. *Dracocephalum nutans* L. Евразийский вид, известный на Кузнецком Алатау лишь из окр. рудника Улень (Флора Красноярского края, 1965).

Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина ручья Солгон, лес, 4 VII 1975.

49. *D. peregrinum* L. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс в окр. пос. Малая Сыя, крутой юго-восточный склон, 25 VII 1981.

50. *Scutellaria galericulata* L. Голарктический вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран на западном макросклоне.

Кемеровская обл., бассейн р. Тутуяс в 7 км от пос. Аксасс, лес, 29 VI 1982.

51. *S. scordiifolia* Fisch. ex Schrank. Азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Изекиюла, низовье ручья Тургаюл, юго-восточный склон, 730 м над ур. м., 1 VIII 1986.

52. *Castilleja pallida* (L.) Spreng. В основном азиатский вид, ранее не приводимый для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый склон, 24 VI 1980.

53. *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из долины р. Айдарак (Флора Красноярского края, 1979).

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, луг, 19 VIII 1976.

54. *Rhinanthus serotinus* (Schoenh.) Oborny. Евросибирский вид, ранее не отмеченный для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, луг, 19 VIII 1976.

55. *Rh. songaricus* (Sterneck) B. Fedtsch. Евразийский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, что является первым местонахождением вида в Красноярском крае.

Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя близ устья ручья Солгон, луг, 19 VIII 1976.

56. *Scrophularia multicaulis* Turcz. Редкое растение, эндемик приенисейских островных степей (Флора Красноярского края, 1979). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., долина р. Изекиюла в окр. пос. Шипилинск, остепненный склон, 11 VIII 1986.

57. *S. nodosa* L. Голарктический вид, редкий на территории Красноярского края (Флора Красноярского края, 1979). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., бассейн р. Уса, в окр. пос. Чексу, каменистый борт ручья, 25 VI 1982.

58. *Stachys sylvatica* L. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири является реликтом третичных широколиственных лесов; большая часть местонахождений известна из Горной Шории и Северо-Восточного Алтая (Положий, Крапивкина, 1985). Для Кузнецкого Алатау приводится только в северных предгорьях (Крылов, 1937). Нами впервые собран на западном макросклоне.

Кемеровская обл., долина р. Уса, окр. пос. Чексу, 15 VI 1982.

59. *Galium odoratum* (L.) Scop. (*Asperula odorata* L.) Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. Фрагментарно распространен в горах Южной Сибири, где является реликтом третичных широколиственных лесов (Положий, Крапивкина, 1985). На Кузнецком Алатау был известен только в 2 местонахождениях: в северных предгорьях — по р. Кожух (Крылов, 1939) и по р. Тибик (Флора Красноярского края, 1979). Нами впервые собран на западном макросклоне Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., долина р. Уса, окр. пос. Чексу, южный закустаренный склон, 25 VI 1982.

60. *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr. Азиатский вид, редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. ст. Усть-Бюрь (Флора Красноярского края, 1979).

Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс около пос. Малая Сыя, остепненный каменистый склон, 18 VII 1981.

61. *Alfredia cernua* (L.) Cass. Узкий эндемик горной черневой тайги юга Западной Сибири (до Енисея на восток) и Джунгаро-Тарбагатайского р-на Казахстана; в Сибири является реликтом третичных широколиственных лесов (Положий, Крапивкина, 1985). На Кузнецком Алатау был известен только в 3 местонахождениях на восточном макросклоне (Флора Красноярского края, 1980). Впервые приводится для западного макросклона.

Кемеровская обл., долина р. Уса, окр. пос. Чексу, 26 VII 1982; Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, ручей Макаровский, вдоль дороги, 8 VII 1986.

62. *Arctogeron gramineum* (L.) DC. Монголо-сибирский вид, редкий в Красноярском крае, где находится на северо-западном пределе распространения. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, окр. оз. Пионерского, юго-восточный склон, окраина лиственничника, 650 м над ур. м., 22 V 1980.

63. *Hieracium korshinskyi* Zahn. Азиатский вид, редкий в Красноярском крае. На Кузнецком Алатау известно 4 местонахождения: с. Улень, пос. Бирикчуль (Флора Красноярского края, 1980), р. Большой Казыр, пос. Скалистый (Крылов, 1949).

Хакасская А. О., долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, луг, 4 VIII 1986.

64. *Saussurea baicalensis* (Adam) Robins. Саяно-алтае-монгольский эндемик, редкий в Красноярском крае (Флора Красноярского края, 1980). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., верховья р. Малая Сыя, подгольцовое редколесье, 1200 м над. ур. м., 17 VII 1981.

65. *Scorzonera curvata* (Popl.) Lipsch. Монголо-южносибирский вид, очень редкий в Красноярском крае; фактически подтверждено только единственное местонахождение — окр. ст. Копьево (Флора Красноярского края, 1980). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская А. О., бассейн р. Туим, окр. оз. Пионерского, восточный склон, 430 м над ур. м., 28 V 1980.

Общим списком ниже приведены виды, обычные в целом для лесных и лесостепных районов Западной Сибири и Красноярского края, но не указанные для Кузнецкого Алатау во флористических работах. В каталоге Гербария им. П. Н. Крылова по нижеприведенным видам отсутствуют указания на сборы с Кузнецкого Алатау.

Aconitum barbatum Pers. (Хакасская А. О., бассейн р. Изекиюла, ручей Тургаюл, 700 м над ур. м., 2 VIII 1986); *Adonis apennina* L. (*A. sibirica* Patrin ex Ledeb.) (Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, окр. пос. Мирный, луг, 28 V 1977); *Anemone sylvestris* L. (Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный закустаренный склон, 24 VI 1980); *Anemonoides jenisseensis* (Korsh.) Holub (*Anemone jenisseensis* (Korsh.) Kryl.) (Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, остепненный склон, 9 VI 1978); *Thalictrum minus* L. (Хакасская А. О., борт долины р. Большая Сыя, луг, 10 VII 1981); *Th. simplex* L. (Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, луг, 19 VII 1976; долина р. Малая Сыя, луг, 8 VII 1981); *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, долина р. Собака, у дороги, 3 VII 1976); *Primula farinosa* L. (Хакасская А. О., долина р. Большая Сыя в 2 км на юг от пос. Мирный, луг, 29 V 1977); *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit. (Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя, верховья р. Собака, лесной луг, 1000 м над ур. м., 22 VI 1976; верховья р. Большая Сыя, темнохвойный лес, 1 VII 1975); *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. (Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный каменистый склон, 10 VII 1981); *Valeriana rossica* P. Smirn. (*V. sumneviczii* Worosch.) (Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный закустаренный склон, 24 VI 1980); *Scabiosa ochroleuca* L. (Хакасская А. О., борт долины р. Малая Сыя, южный остепненный склон, 27 VII 1980); *Artemisia integrifolia* L. (Хакасская А. О., бассейн р. Большая Сыя близ устья ручья Солгон, луг, 19 VIII 1976); *A. jacutica* Drob. (Хакасская А. О., долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, берег ручья, 3 VIII 1986; окр. пос. Малая Сыя, огороды, 3 VIII 1980); *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr. (Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс около пос. Малая Сыя, крутой юго-восточный склон, 25 VII 1981);

G. macrosciadia Gand. (Хакасская А. О., борт долины р. Белый Июс около пос. Малая Сыя, крутой юго-восточный склон, 25 VII 1981; бассейн р. Изекиюла, низовья ручья Тургаюл, юго-восточный остепненный склон, 700 м над ур. м., 2 VIII 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / Под ред. В. М. Шмидта. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 208 с. — *Ильин М. М.* Реликтовые элементы широколиственных лесов во Флоре Сибири и их возможное происхождение // Сов. ботаника. 1938. № 2. С. 54—55. — *Ильин М. М.* Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 257—292. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1927—1964. Т. 1—12. — *Некратова Н. А.*, *Выдрина С. Н.*, *Михайлова С. И.* и др. Новые и редкие растения для Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1341—1347. — *Положий А. В.*, *Крапивкина Э. Д.* Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 158 с. — *Седельников В. П.* Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 167 с. — *Флора* Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1960—1983. Вып. I, II, IV—X, Новосибирск: Наука, 1965. Вып. III. — *Флора* СССР. М.; Л., 1934—1965. Т. 1—30. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Томский государственный университет.

Получено 25 VIII 1988.

УДК 581.9 (479.51)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

А. Н. Пузырёв

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ УДМУРТИИ (по исследованиям 1981—1986 гг.)

A. N. PUZYRJEV. NEW AND RARE ADVENTIVE PLANTS OF UDMURTIYA (ACCORDING TO INVESTIGATIONS OF 1981—1986)

По материалам исследований адвентивной флоры Удмуртской АССР сообщается о местонахождениях 38 адвентивных видов растений.

В результате продолжающегося изучения адвентивной флоры Удмуртии выявлен 31 вид новых для республики растений, в том числе 1 вид — новый для СССР. Кроме того, обнаружены местонахождения 7 редких видов растений, распространение которых представляет интерес с ботанико-географической точки зрения (они помечены в тексте звездочкой). Большинство из перечисленных ниже видов не проявило тенденции к натурализации и рассматривается в качестве типичных эфемерофитов, время от времени случайно вырастающих из занесенных семян. К натурализовавшимся и частично натурализовавшимся (полунатурализовавшимся) относятся 11 видов, которые способны (хотя бы временно) возобновляться из собственных семян или, в случае китайской полыни, длительно возобновляться вегетативным путем.

Натурализовавшиеся и частично натурализовавшиеся виды

Anisantha sterilis (L.) Nevski. Малопургинский р-н, 6-й км железной дороги Агрыз—Ижевск-1, на песчаной ж.-д. насыпи, 13 VI 1985; г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, на ж.-д. полотне, 13 IX 1986.

**Acroptilon repens* (L.) DC. В 3—5 км восточнее ж.-д. ст. Можга, на ж.-д. насыпи, 20 VIII 1981; г. Глазов, на ж.-д. насыпи, 18 VI 1983; Ярский р-н, ж.-д. разъезд Бачумово, на ж.-д. насыпи и прилегающем к ней лугу, 22 VI 1983; ж.-д. ст. Сарапул, на насыпи боковой ж.-д. ветки, 4 VII 1984; Можгинский р-н, в 6—7 км восточнее ж.-д. ст. Люга, на ж.-д. насыпи, 12 VI 1984; ж.-д. ст. Кез, на груде земли у ж.-д. путей, 22 VII 1984; ж.-д. ст. Камбарка, у ж.-д. полотна, 4 IX 1984; Завьяловский р-н, ж.-д. разъезд Лудзя, на ж.-д. насыпи; Малопургинский р-н, в 0.5 км севернее ж.-д. разъезда Успьян, между ж.-д. путями. Ранее был найден на ж.-д. ст. Камбарка (Туганаев и др., 1978) и у ж.-д. ст. Юськи Малопургинского р-на (Ефимова и др., 1981).

**Artemisia verlotiorum* Lamotte. Малопургинский р-н, в 1 и 1.5 км западнее разъезда Успьян, на ж.-д. насыпи и прилегающем к ней травянистом склоне, 7 VI 1984; 7 X 1984; в 2 км западнее ж.-д. ст. Можга, на ж.-д. насыпи, 12 VI 1984; Кезский р-н, в 9 км западнее ж.-д. ст. Кез, на краю луга у ж.-д. насыпи, 25 VII 1984; Можгинский р-н, в 4 км восточнее ж.-д. ст. Карамбай, на ж.-д. насыпи, 29 VIII 1984; г. Ижевск, ж.-д. ст. Заводская, в зарослях кустарниковых ив у ж.-д. насыпи, 31 VIII 1984; Малопургинский р-н, в шести местах от разъезда Гожня до ж.-д. ст. Агрыз Татарской АССР (кстати, одно из этих местонахождений расположено в пределах Татарии, для которой данный вид в литературе еще не отмечался), на ж.-д. насыпи и прилегающем к ней травянистом склоне, 1 IX 1984; в 1—1.5 км восточнее ж.-д. ст. Камбарка, на ж.-д. насыпи, 4 IX 1984; ж.-д. ст. Яр, на ж.-д. насыпи, 12 IX 1984; ж.-д. ст. Глазов, между ж.-д. путями и на ж.-д. насыпи, 15 IX 1984; в 2 км восточнее ж.-д. ст. Кез, в ж.-д. выемке у моста, 20 IX 1984; Завьяловский р-н, в 4 км севернее ж.-д. ст. Люкшудья, на ж.-д. насыпи, 25 IX 1984. Ранее был указан для ж.-д. ст. Воткинск (Пузырев, 1985), где произрастает и в настоящее время. Во всех перечисленных пунктах образует густые монодоминантные заросли размером от 2—5 до 150—200 м^2 и достигает 1.5—1.8 м высоты. Вследствие очень позднего цветения в Удмуртии (конец сентября—октябрь) семена этого вида созревать, по-видимому, не успевают, поэтому размножение происходит вегетативно, за счет корневой поросли. В Удмуртии полынь китайская произрастает, вероятно, уже довольно длительное время, в пользу чего свидетельствуют два факта: во-первых, она почти всегда растет большими группами; во-вторых, в Малопургинском р-не местное население давно использует ее на веники. Возможно, эта полынь используется для изготовления веников и проводниками ж.-д. вагонов, а затем выбрасывается, чем можно объяснить ее распространение по насыпям железных дорог. Не исключена возможность распространения ее корневищ с материалом (щебень, гравий и т. п.), используемым для улучшения ж.-д. полотна. Полынь, родиной которой считается юго-западный Китай, известна также из ряда других областей европейской части СССР, а в ряде стран Западной Европы является натурализовавшимся растением.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake. Г. Ижевск, сорное на цветочных клумбах и засоренных газонах на улицах Красногеройской, Советской, Пушкинской, Ворошилова, в парке культуры и отдыха им. С. М. Кирова (сборы 1984—1986 гг.); ж.-д. ст. Можга, у бровки пассажирской ж.-д. платформы, 21 VIII 1984. Родина — Центральная и Южная Америка.

Juncus tenuis Willd. В большом количестве особей обнаружен в 2 км севернее д. Русский Вожой Завьяловского р-на, где растет вдоль тропинок, на пастбище и у грунтовой дороги на протяжении около 2 км. Столь обильному распространению здесь ситник тонкий обязан, по-видимому, коровам, к ногам которых прилипают его клейкие в сырую погоду семена (недалеко от пастбища находится ферма, где летом содержатся коровы). В сентябре 1986 г. все экземпляры ситника отличались хорошей жизненностью. Дальнейшее распространение его в Удмуртии весьма вероятно, так как в областях, расположенных западнее Удмуртии, ситник тонкий уже довольно обычен. Родина — Северная Америка.

Physalis alkekengi L. Г. Ижевск, окр. парка культуры и отдыха им. С. М. Кирова, группа одичавших растений в огороде и у забора заброшенного деревянного дома, 2 IX 1984.

Polygonum divaricatum L. Ж.-д. ст. Сарапул, между ж.-д. путями, 12 VIII 1983; Якшур-Бодьинский р-н, окр. ж.-д. ст. Кекоран, на краю поля, 5 X 1985, Н. Г. Ильминских.

**Rumex triangulivalvis* (Danser.) Rech. fil. Малопургинский р-н, восточная граница ж.-д. разъезда Успьян, на ж.-д. насыпи, 7 VI 1984; Глазовский р-н, в 6 км восточнее ж.-д. ст. Кожиль, между ж.-д. путями, 22 VI 1984; ж.-д. ст. Игра, между ж.-д. путями, 27 VI 1984. Ранее был отмечен для ж.-д. ст. Яр и у ж.-д. станций Кама Камбарского р-на и Кез (Пузырёв, 1985). На ж.-д. ст. Яр найдено еще одно местонахождение этого североамериканского вида на площади более 100 м^2, 15 VII 1984. Во всех указанных выше пунктах щавель трехстворчатый благополучно проходит полный жизненный цикл.

**Saussurea amara* (L.) DC. Кезский р-н, ж.-д. ст. Кузьма, вдоль ж.-д. насыпи, 13 VII 1970, Беляева; Малопургинский р-н, у 3-го км железной дороги Агрыз—Ижевск-1, 22 VIII 1976, В. А. Бузанов; у ж.-д. ст. Яр, на ж.-д. насыпи, 20 VI 1983; ж.-д. ст. Глазов, на полотне боковой ж.-д. ветки, 16 VII 1984; Глазовский р-н, в 8 км восточнее ж.-д. ст. Кожиль, между ж.-д. путями, 17 VII 1984; в 3 км западнее ж.-д. ст. Глазов, 17 VII 1984; в 6 км восточнее ж.-д. ст. Глазов, на ж.-д. насыпи, 18 VII 1984; Глазовский р-н, ж.-д. ст. Туктым, на ж.-д. насыпи, 22 VII 1984; в 4 км восточнее ж.-д. ст. Балезино, на ж.-д. насыпи, 22 VII 1984; Балезинский р-н, в 5 км восточнее ж.-д. ст. Пибаньшур, на ж.-д. насыпи, 22 VII 1984; Кезский р-н, в 4 км восточнее ж.-д. ст. Кабалуд, между ж.-д. путями, 24 VII 1984; в 1 км восточнее ж.-д. ст. Кизнер, между ж.-д. путями, 18 VIII 1984; Малопургинский р-н, в 4 км восточнее ж.-д. разъезда Гожня, на ж.-д. насыпи, 1 IX 1984; ж.-д. разъезд Гожня, между ж.-д. путями, 2 IX 1984; ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 19 IX 1985; старый ж.-д. вокзал в г. Ижевске, между ж.-д. путями, 25 VIII 1985. Т. П. Ефимова (1972) указала соссюрею горькую для ж.-д. ст. Кизнер. Почти во всех перечисленных выше пунктах соссюрея произрастает большими группами, цветет и плодоносит. Область естественного распространения охватывает юго-восток европейской части СССР, Южную Сибирь, Среднюю Азию, Монголию, Северный Китай, где произрастает на солончаках, солонцах, солончаковых лугах.

Solidago gigantea Ait. Г. Ижевск, заброшенные огороды на ул. Удмуртской, большая группа одичавших растений, 5 IX 1985. Родина — Северная Америка.

**Urtica cannabina* L. Кизнерский р-н, у ж.-д. ст. Ягул, 15 VII 1970, Меркушев; Малопургинский р-н, между ж.-д. разъездом Гожня и ж.-д. ст. Агрыз, на ж.-д. насыпи, 18 VII 1981; Малопургинский р-н, в 1—2 км западнее ж.-д. ст. Уром, на ж.-д. насыпи, 22 V 1983; Сарапульский р-н, ж.-д. ст. Бугрыш, 6 VIII 1983; ж.-д. ст. Сарапул и в 2 км западнее ж.-д. ст. Сарапул, на ж.-д. насыпи, 5 VI 1984; Малопургинский р-н, с. Кичёво, у палисадников и заборов близ хлебоприемного предприятия, 7 VI 1984; Камбарский р-н, в 3 км западнее ж.-д. ст. Кама, на ж.-д. насыпи, 5 IX 1984; Камбарский р-н, в 0.5—1 км западнее ж.-д. ст. Шолья, на ж.-д. насыпи, 5 IX 1984; в 1 км западнее ж.-д. ст. Балезино, на ж.-д. насыпи, 19 IX 1984. Т. П. Ефимова и В. В. Туганаев (1964) указали крапиву коноплевую между ж.-д. станциями Кама и Шолья Камбарского р-на. Родина — субтропическая Восточная Азия.

Виды, не способные к натурализации (эфемерофиты)

Amaranthus hybridus L. (*A. chlorostachys* Willd.). Г. Можга, элеватор, среди зерновых отходов, 2 IX 1985. Родина — тропическая и субтропическая Америка.

A. spinosus L. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, среди зерновых отходов, 12 IX 1985. Ранее в СССР был указан только для Грузии (Гусев, 1972). Родина — тропическая Америка.

Anoda cristata (L.) Schlecht. Пос. Кез, элеватор, у обочины дороги, 26 VII 1984; г. Можга, среди зерновых отходов, 21 VIII 1984; г. Камбарка, хлебоприемное предприятие, на месте бывшего склада среди отходов зерна, в большом числе особей вместе с *Datura stramonium* L. Родина — Центральная Америка и юго-западные штаты США (запад Техаса, Нью-Мексико, Аризона).

Anthriscus caucalis Lam. (*A. scandicina* Mansf.). Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 2, 24 IX 1985.

Armeniaca vulgaris Lam. В Гербарии Удмуртского государственного университета (УдГУ) хранится экземпляр, собранный В. А. Бузановым в 1976 г. на ж.-д. насыпи у ст. Кизнер. В 1983—1986 гг. зарегистрировано еще около 30 местонахождений: на ж.-д. станциях Кожиль Глазовского р-на, Чепца Кезского р-на, Андрейшур Балезинского р-на, Люкшудья Завьяловского р-на, Юськи Малопургинского р-на, Можга и Пычас Можгинского р-на, Камбарка, Кама и Шолья Камбарского р-на, Ижевск-1 и др. Хотя отдельные экземпляры достигали 1.5—1.8 м высоты, цветение и плодоношение у них отсутствовало (вероятно, из-за несоответствия климатических условий). Очевидно, в Удмуртии, как и в других областях лесной зоны европейской части СССР (Гусев, 1976), абрикос довольно легко вырастает из семян, выбрасываемых пассажирами из поездов.

Ceratochloa carinata (Hook. et Arn.) Tutin. Ж.-д. ст. Ижевск-2, между ж.-д. путями, 13 IX 1985; VIII 1986; г. Ижевск, ул. Петрова (4-й микрорайон автозавода), у бровки тротуара, 28 VIII 1986. Родина — Северная Америка.

Chenopodium berlandieri Moq. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, среди отходов зерна, 12 IX 1985; ж.-д. ст. Ижевск-2, на ж.-д. насыпи, 13 IX 1985; между ж.-д. станциями Ижевск-1 и Заводская, на ж.-д. насыпи, IX 1985. Новый вид для СССР. Морфологическое описание мари Берландье приведено во «Флоре СССР» М. М. Ильиным (1936). Найденные в Удмуртии растения относятся к subsp. *szakei* (Murr.) Zobel. *Ch. berlandieri*, родина которой в Северной Америке, заносится в республику с импортируемым североамериканским зерном.

Ch. pratericola Rydb. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, среди отходов зерна и на ж.-д. насыпи, 12 IX 1986; ж.-д. ст. Ижевск-2, 13 IX 1985. Родина — Северная Америка.

Echinochloa phyllopogon (Stapf.) Kossenko. Ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 13 X 1985.

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. Ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 19 IX 1985.

Euphorbia kaleniczenkoi Czern. Малопургинский р-н, у ж.-д. ст. Пугачёво, 3 VI 1971, В. А. Бузанов.

Fumaria vaillantii Loisel. Ж.-д. ст. Ижевск-2, ж.-д. насыпь, на груде ракушечника, 13 IX 1985.

Hibiscus trionum L. Г. Можга, элеватор, среди отходов зерна, 30 VIII 1986.

Hyosciamus pusillus L. Г. Глазов, на груде ракушечника у железной дороги, 13 VIII 1985; ж.-д. ст. Ижевск-2, на груде ракушечника, 13 IX 1985.

Malva neglecta Wallr. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, среди отходов зерна, 26 IX 1985.

M. sylvestris L. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, 12 IX 1985.

**Onosma polychromum* Klok. ex M. Pop. Малопургинский р-н, ж.-д. ст. Уром, ж.-д. насыпь, 20 VII 1980. Прежде был собран на ж.-д. насыпи у ст. Кизнер (Ефимова, 1972).

Panicum barbipulvinatum Nash. Балезинский р-н, между ж.-д. станциями Люк и Меньил, ж.-д. полотно, 24 IX 1984; ж.-д. ст. Ижевск-2, между ж.-д. путями, 29 IX 1984; г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, 12 IX 1985. Родина — Северная Америка.

Polygonum argyrocoleon Steud. ex G. Kunze. Кизнерский р-н, между ж.-д. станциями Кизнер и Ягул, 18 VIII 1984.

Pyrus communis L. В 1983—1984 гг. найден на ж.-д. станциях Балезино, Шур Балезинского р-на, Глазов, Сада Ярского р-на, Кузьма и Чепца Кезского р-на, Чур Якшур-Бодьинского р-на, Карамбай Можгинского р-на и в ряде других мест. Как и абрикос, груша на железных дорогах Удмуртии, по-видимому, не цветет и не плодоносит, хотя отдельные ее экземпляры достигают 2—3 м высоты.

Ranunculus sardous Crantz. Ж.-д. ст. Ижевск-2, на ж.-д. полотне, 29 IX 1984; ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 3 X 1984; г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, между ж.-д. путями, 12 IX 1985; хлебоприемное предприятие № 2, среди отходов зерна, 24 IX 1985.

Setaria faberi Herrm. Г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 1, среди отходов зерна, 12 IX 1985; ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 19 IX 1985. Родина — Восточная Азия.

Silene gallica L. Г. Ижевск, хлебоприемные предприятия № 2, 24 IX 1985 и № 1 26 IX 1985.

Solanum decipiens Opiz. Ж.-д. ст. Ижевск-1, между ж.-д. путями, 19 IX 1985.

Sorghum nervosum Bess. Г. Можга, элеватор, среди отходов зерна, 2 IX 1985. В качестве кормового и пищевого растения возделывается в Японии, Китае, Монголии, Южной Даурии, на Дальнем Востоке (Цвелев, 1976).

Torilis arvensis (Huds.) Link. Г. Ижевск, старый ж.-д. вокзал, у ж.-д. полотна, 14 X 1985.

**Verbascum phoeniceum* L. Южная граница ж.-д. ст. Ижевск-1, у ж.-д. полотна, 16 VI 1985. До этого был найден лишь в 1957 г. на ж.-д. насыпи у ст. Кизнер (Ефимова, 1961).

Сведения о местонахождениях карантинного сорняка *Acroptilon repens* переданы в карантинную инспекцию при Госагропроме Удмуртской АССР. Гербарные образцы перечисленных выше растений хранятся в Гербарии кафедры ботаники и физиологии растений Удмуртского государственного университета. Дублетные экземпляры переданы в Гербарии Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (БИН) в г. Ленинграде, Главного Ботанического сада АН СССР в г. Москве и Института экспериментальной ботаники АН БССР им. В. Ф. Купревича в г. Минске. Автор выражает благодарность сотрудникам БИНа Н. Н. Цвелеву и В. М. Виноградовой за оказанную помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гусев Ю. Д. Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 457—463. — *Гусев Ю. Д.* Адвентивные растения, новые и редкие для Витебской и Могилевской областей // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 406—408. — *Ефимова Т. П.* Адвентивные растения Удмуртии // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 1045. — *Ефимова Т. П.* Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с. — *Ефимова Т. П.*, *Поникарук М. М.*, *Пузырёв А. Н.* Находки новых видов высших растений в Удмуртии в 1978—1979 гг. // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 1048—1050. — *Ефимова Т. П.*, *Туганаев В. В.* О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 12. С. 1797—1798. — *Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 2—234. — *Пузырёв А. Н.* Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 268—271. — *Туганаев В. В.*, *Ефимова Т. П.*, *Тычинин В. А.* Растения-иммигранты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.) // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 10. С. 1510—1513. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 13 II 1987.

УДК 581.9 (479.242)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

А. Ш. Ибрагимов, Ф. К. Мовсумова

О ДВУХ НОВЫХ ДЛЯ НАХИЧЕВАНСКОЙ АССР РОДАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

A. SH. IBRAGIMOV, F. K. MOVSUMOVA. ON TWO GENERA OF FLOWERING PLANTS NEW FOR THE NAKHICHEVAN AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC

Приведены данные о находках родов растений, новых для флоры Нахичеванской АССР Азербайджанской ССР.

В 1984 г. нами найдены 2 вида растений, которые не были известны из Нахичеванской АССР. Это *Salicornia europaea* L. (*Chenopodiaceae*) и *Asperuginoides axillaris* (Boiss. et Hohen.) Rauschert (*Brassicaceae*).

Salicornia europaea L. (1753, Sp. pl. : 3) был собран в следующих пунктах: Нахичеванская АССР, Бабекский р-н, у с. Беюкдюз близ родников Каябулагы и Союдлубулаг, в 1.5 км к северо-западу, 800 м над ур. м., 15 VI 1984; у с. Джавидабад Бабекского р-на, вдоль водохранилища рек Аракс и Шорсу, 6 VII 1984; Ильичевский р-н, юго-восточнее с. Хок (Хамлар, Камышлыг, Гейтапалар, Капир, Ушгунлуг, г. Тазыучан), 22 VII 1984, в солончаковых и такыровидных пустынях, № 16524, вег., Ибрагимов, Мовсумова.

Asperuginoides axillaris (Boiss. еу Hohen.) Rauschert (1982, Taxon, 31, 3 : 558) (=*Buchingera axillaris* Boiss. et Hohen.). Привычное название рода *Buchingera* было изменено, так как оно значительно раньше трижды присваивалось другим растениям. Этот вид был собран в следующих пунктах: Нахичеванская АССР, Ильичевский р-н, у с. Кярки близ родника Кахалар, 24 V 1984; между селениями Садарак и Кярки, 10 VI 1984, 1200 м над ур. м., на влажных участках в тени скал, деревьев и кустарников, № 16560, пл., Ибрагимов, Мовсумова.

Asperuginoides axillaris является новым растением и для Азербайджанской ССР.

Перечисленные выше образцы растений хранятся в Гербарии Нахичеванского Научного центра АН АзССР, в Гербарии Института ботаники им. В. Л. Комарова (BAK) и в Гербарии Ботанического Института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE).

Нахичеванский Научный центр АН АзССР.

Получено 19 V 1986.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (07) : 582.26 : 157.475 Бот. журн., 1989, т. 74, № 5

П. Р. Макаревич, Н. В. Дружков

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ НАНОПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

P. R. MAKAREVICH, N. V. DRUZKOV. THE DEVICE FOR THE ALGAL NANOPLANKTON INVESTIGATION

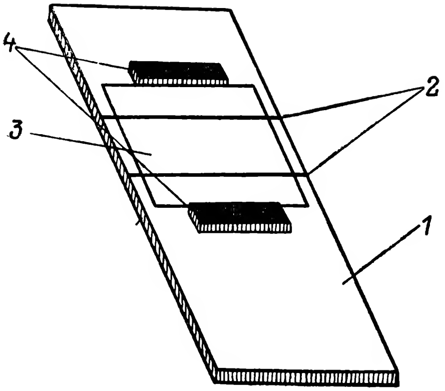
Приводится описание приспособления для количественного и качественного изучения нанопланктонных водорослей под иммерсией.

Счетная камера Нажотта, обычно рекомендуемая для количественного учета мелких нанопланктонных водорослей (размерный диапазон — 2—20 мкм) (Руководство. . ., 1980; Микаэлян, Ведерников, 1983), имеет ряд недостатков, основным из которых является значительная толщина камеры, не позволяющая работать с иммерсионными объективами. Этот недостаток присущ также и другим стандартным приспособлениям, наиболее часто используемым для количественного изучения мелких объектов: камера типа пенала (Сорокин, 1980), счетные камеры Горяева, Розенталя и т. п. Применение иммерсионных объективов при исследовании нанофитопланктона позволяет совместить две операции: 1) учет численности организмов, сопровождающийся измерением размерных параметров клеток; 2) изучение морфологии планктонных водорослей и определение их систематической принадлежности.

В связи с этим для работы при больших увеличениях предлагается использовать устройство, описание которого приводится ниже. На предметное стекло стандартного размера (26×76 мм) (см. рисунок, *1*) на расстоянии 1—2 см друг от друга наклеиваются параллельно две опорные нити толщиной 25—100 мкм (см. рисунок, *2*) из материала достаточно жесткого, чтобы он не деформировался под тяжестью покровного стекла. Таким материалом может служить обезжиренный человеческий волос, который смазывается тонким слоем аралдита и крепится на предметном стекле в нужном положении. После полимеризации смолы и последующего приплавления волоса к стеклу при нагревании на спиртовке устройство готово к работе.

Между нитями помещается капля исследуемой жидкости и накрывается покровным стеклом (см. рисунок, *3*). Затем покровное стекло с двух сторон осторожно зажимается держателями (см. рисунок, *4*), изготовленными из тонких полосок пластмассы или целлулоида, толщина которых должна обеспечивать беспрепятственный проход объективов над препаратом при переводе микроскопа на любое увеличение. Фиксация держателями гарантирует неподвижность препарата при перемещении иммерсионного объектива в капле масла. К предметному стеклу держатели прикрепляются смазочным материалом, например вазелином, который достаточно прочно удерживает их на поверхности и в то же время позволяет передвигаться.

Микроскопирование препарата может вестись двумя способами: 1) капля фиксированной или анестезированной пробы после оседания организмов на по-



Общий вид приспособления в рабочем режиме (пояснения даны в тексте).

верхность предметного стекла просматривается полосами шириной, равной диаметру поля зрения объектива; 2) живые пробы с подвижными организмами просматриваются в поле зрения по всей толщине слоя воды. В первом случае численность клеток (зарегистрированных при прохождении объективом полосы от нити до нити) пересчитывается на объем воды, находящейся над просмотренной поверхностью, во втором случае — на объем цилиндра с площадью основания, равной площади поля зрения микроскопа, и высотой, равной толщине слоя воды. Параллельно с количественным учетом идет измерение с помощью окуляр-микрометра параметров клеток, изучение их морфологии и определение систематической принадлежности. Каждая подпроба в зависимости от ее количественного и качественного состава просматривается в 10—30 приемов. Толщина слоя воды определяется или по диаметру опорной нити, или с помощью микрометра.

Следует сказать несколько слов об ограничениях предлагаемого метода. Во-первых, просмотр живых проб с очень подвижными фитопланктерами на больших увеличениях затруднителен, поэтому перед микроскопированием клетки желательно частично обездвижить с помощью небольших доз анестетиков (Микаэлян, Ведерников, 1983). Во-вторых, работа с использованием иммерсии эффективна и позволяет получать достоверные количественные данные только в пробах со значительной численностью гидробионтов. Это делает метод очень удобным для работы с культурами водорослей, но несколько ограничивает возможность его использования при рассмотрении проб из естественных биотопов с незначительной численностью организмов нанопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Микаэлян А. С., Ведерников В. И. Оценка концентрации мелких фитофлагеллят в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 106—114. — *Руководство* по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 191 с. — *Сорокин Ю. И.* Камера для количественного учета простейших и организмов наннопланктона в полевых условиях // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 6. С. 84—86.

Мурманский морской биологический институт КФ АН СССР,
Дальние Зеленцы.

Получено 14 VII 1987.

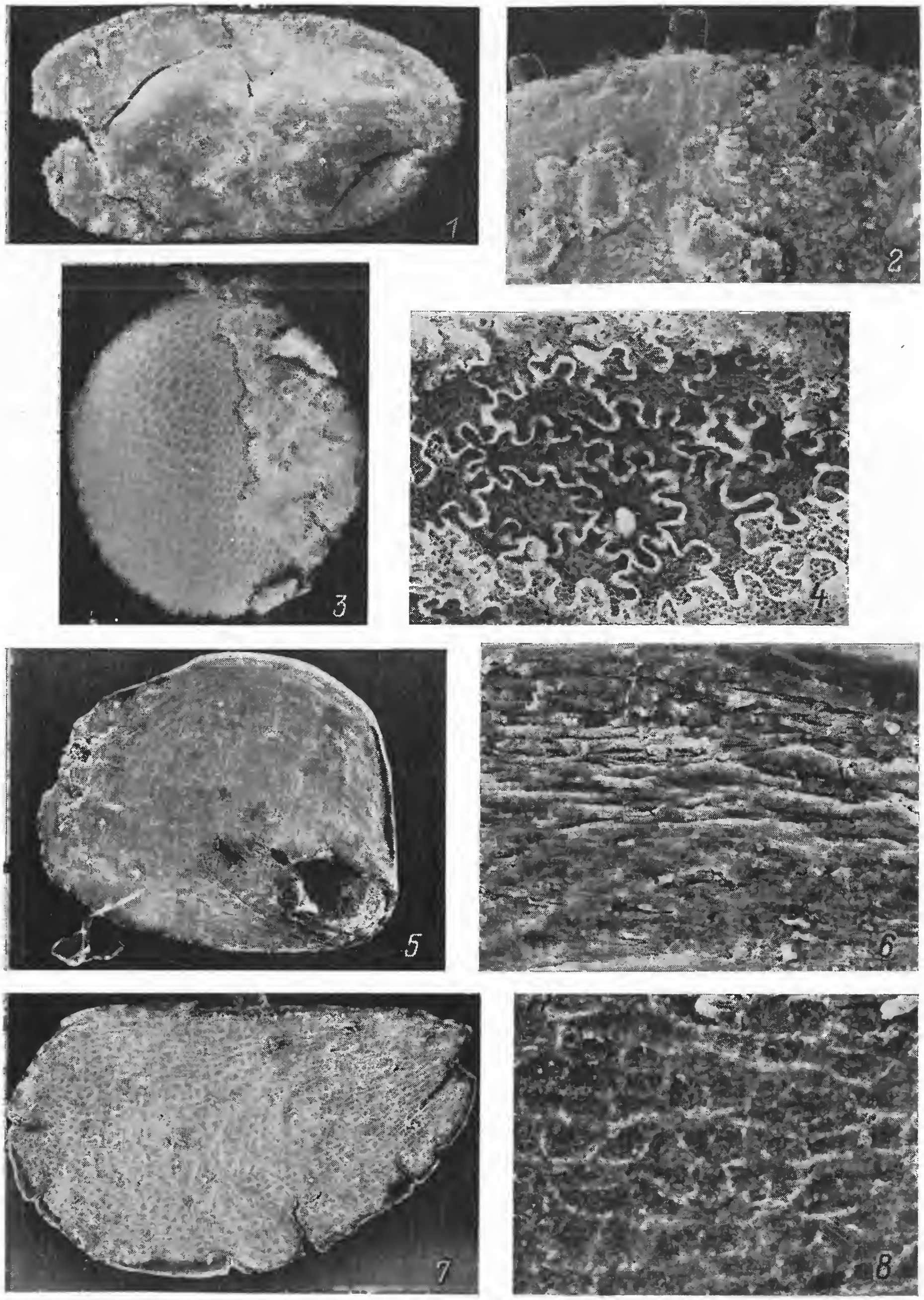


Таблица I.

1, 2 — *Braseniella nymphaeoides* (*1* — семя, ×18; *2* — поверхность нижней части семени, ×150); *3, 4* — *Humularia reticulata* (*3* — семя, ×30; *4* — поверхность семени, ×1000); *5, 6* — *Diclidocarya sibirica* (*5* — семя, ×27; *6* — поверхность семени, ×500); *7, 8* — *Sagisma tavdensis* (*7* — семя, ×27; *8* — поверхность семени, ×150).

К с. 682

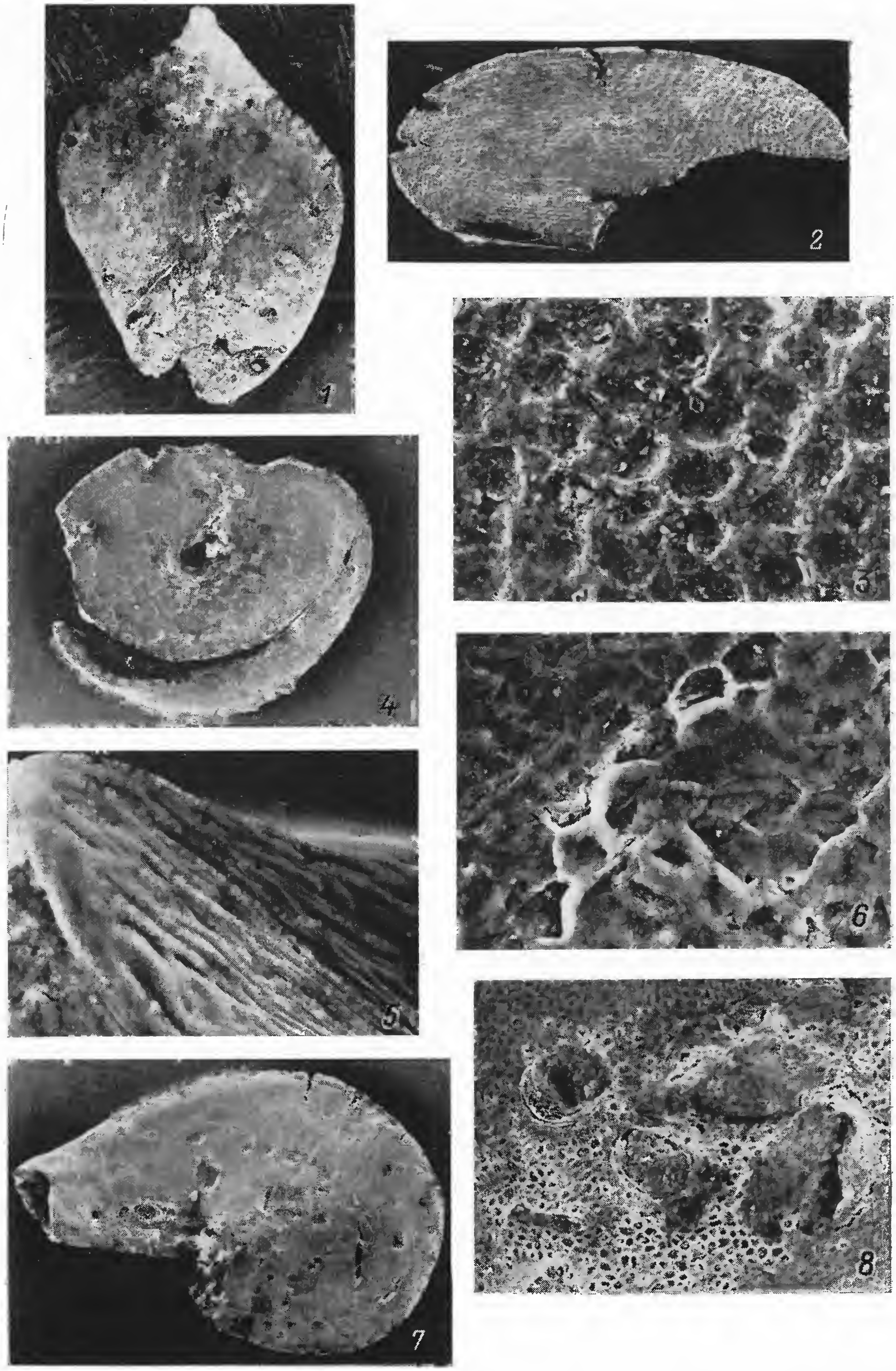


Таблица II.

1 — *Tubela tavdensis*, плод, ×15; 2, 3 — «*Najas*» *tavdensis* (2 — семя, ×20; 3 — поверхность семени, ×200); 4—6 — *Potamogeton semirotundatus* (4 — эндокарп, ×20; 5 — внутренняя поверхность створки, ×390; 6 — поверхность эндокарпа, ×390); 7, 8 — *Epipremnum uralense* (7 — семя, ×20; 8 — поверхность семени, ×100).

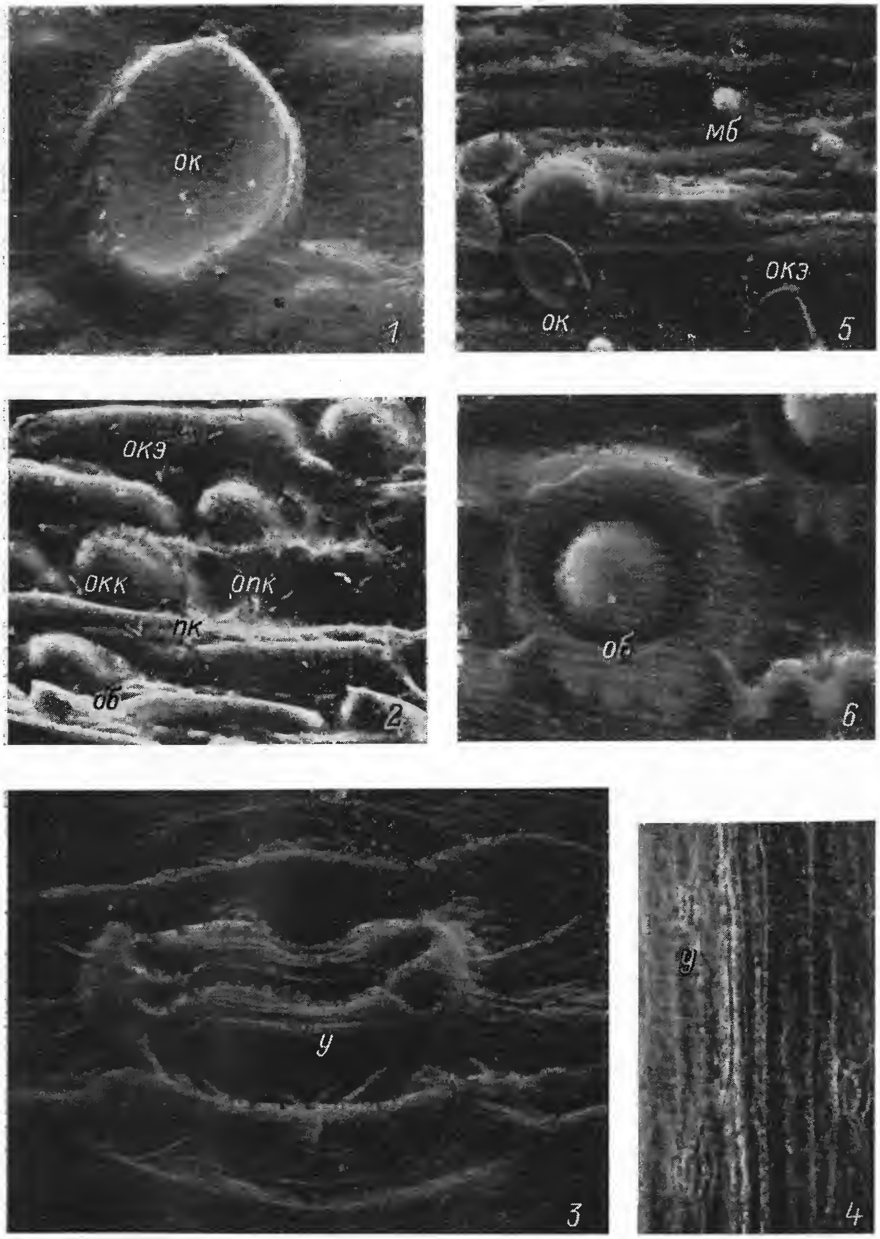


Таблица I. Фрагменты эпидермы цветковых чешуй *Festuca pratensis* в скапирующем электронном микроскопе.

1, *2* — абаксиальная и *3*, *4* — адаксиальная эпидермы нижней чешуи; *5*, *6* — абаксиальная эпидерма верхней чешуи, *мб* — микробугорок, *об* — окремнелый бугорок, *ок* — окремнелая клетка, *окк* — окремневшая и *опк* — опробковевшая клетки парного комплекса, *окэ* — основная клетка эпидермы, *пк* — парные клетки, *у* — устьице. *1*, *3*, *6* — ×2000; *2*, *5* — ×1000; *4* — ×250.

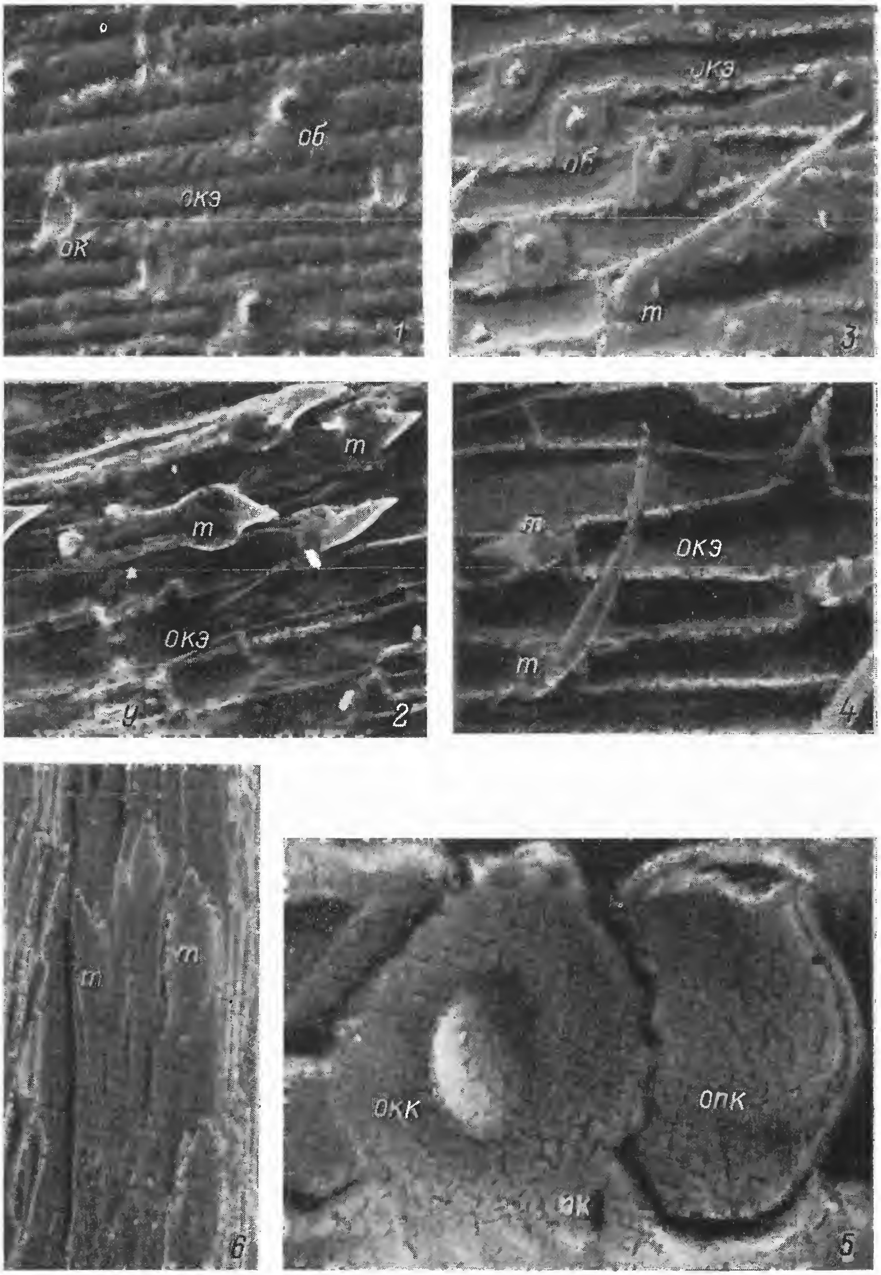


Таблица II.

Фрагменты эпидермы цветковых чешуй *Festuca rubra* в сканирующем электронном микроскопе: *1* — абаксиальная и *2* — адаксиальная эпидермы нижней чешуи; *3*, *5* — абаксиальная и *4* — адаксиальная эпидермы верхней чешуи. *6* — трихомы в верхней части абаксиальной эпидермы нижней чешуи *Festuca pratensis*. *т* — трихомы. Остальные обозначения те же, что на табл. I. *1* — ×500; *2—4* — ×1000; *5* — ×2000; *6* — ×250.

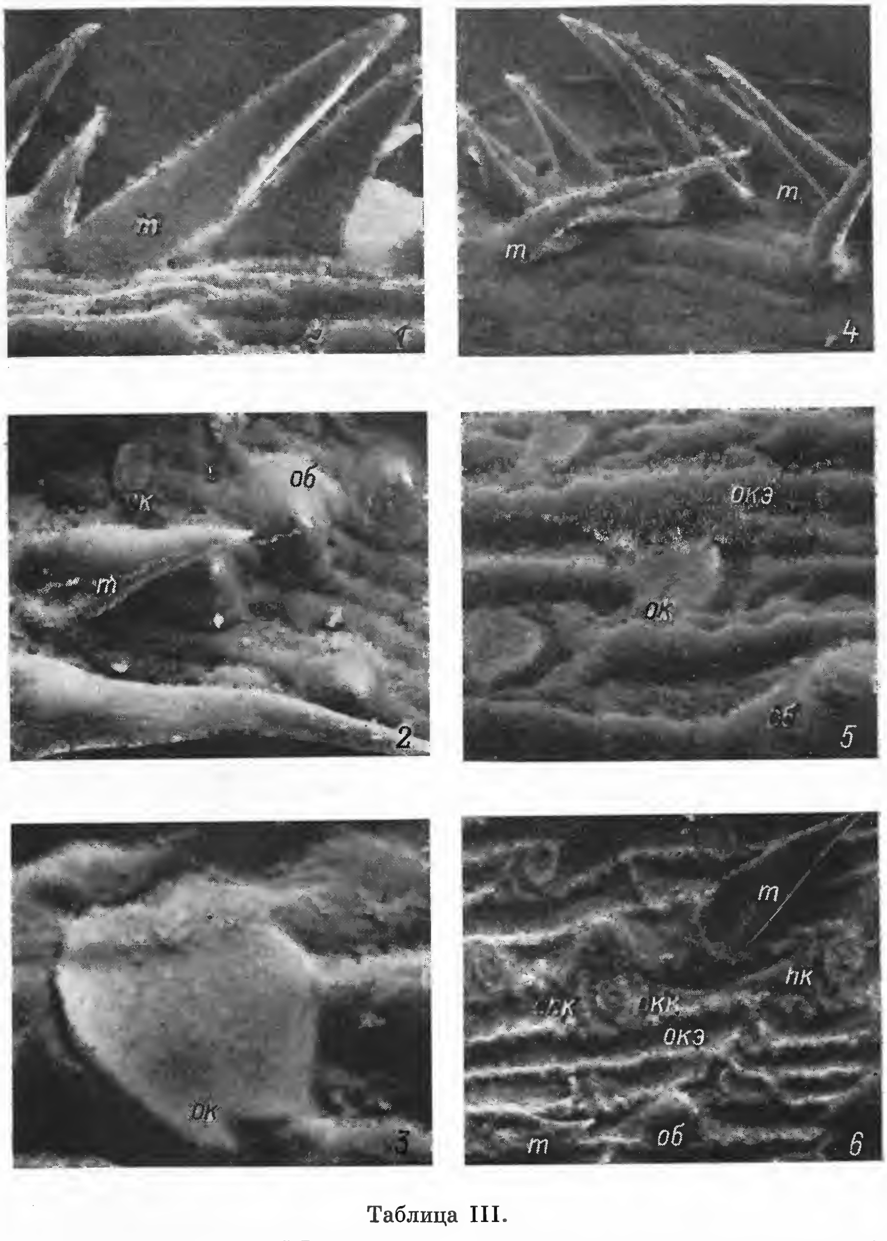


Таблица III.

Фрагменты эпидермы цветковых чешуй *Dactylis glomerata* в сканирующем электронном микроскопе: *1* — опушение края нижней чешуи; *2*, *3* — абаксиальная эпидерма нижней чешуи. *4* — опушение края нижней чешуи *Festuca rubra*; *5*, *6* — абаксиальная эпидерма верхней чешуи. Обозначения те же, что и на табл. I и II. *1*, *2*, *5* — ×1000; *3* — ×2000; *4*, *6* — ×500.

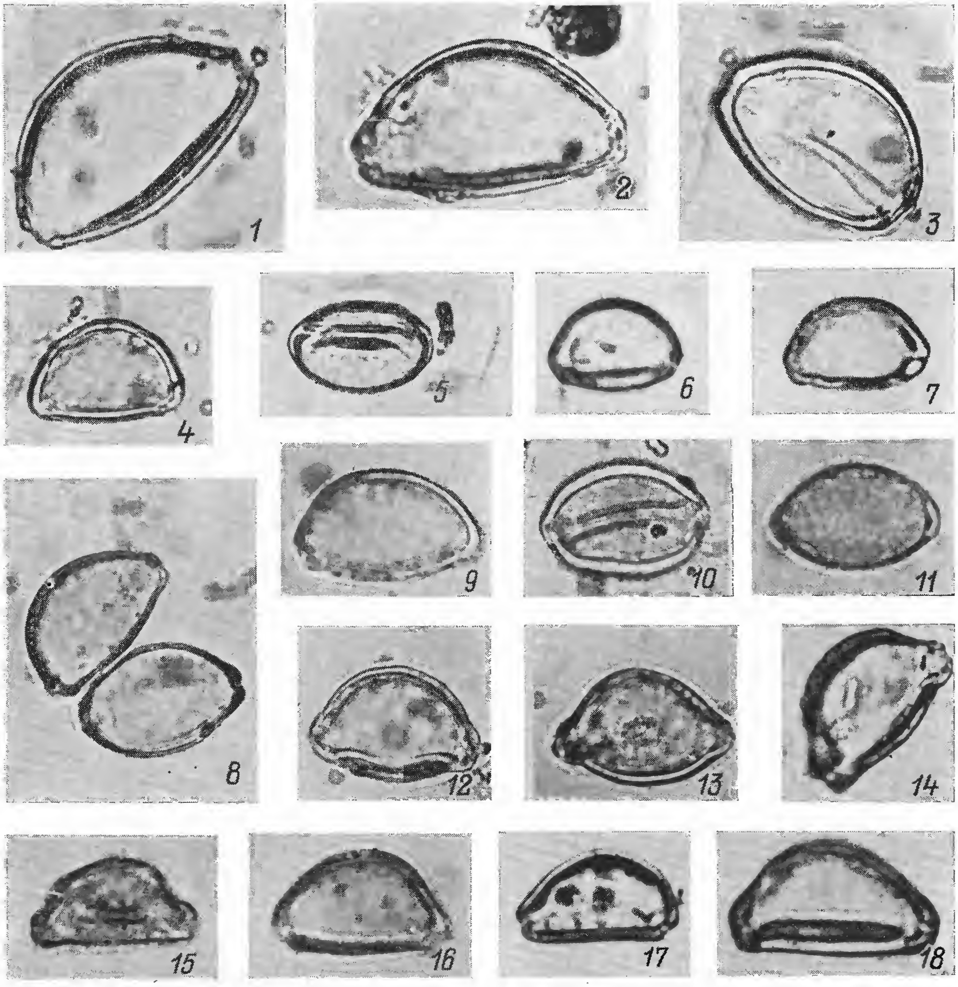


Таблица I. Пыльцевые зерна рода *Itea* (СМ, ×1000).

Современные — *1—14*: *1—3* — *I. virginica*; *4—7* — *I. maesiaefolia*; *8—11* — *I. macrophylla*; *12—14* — *I. nutans*. Ископаемые — *15—18*: *15* — *I. menkei* Rylova sp. nov.; *16, 17* — *I. bielorussica* Rylova sp. nov.; *18* — *I. miocenica* Rylova sp. nov.

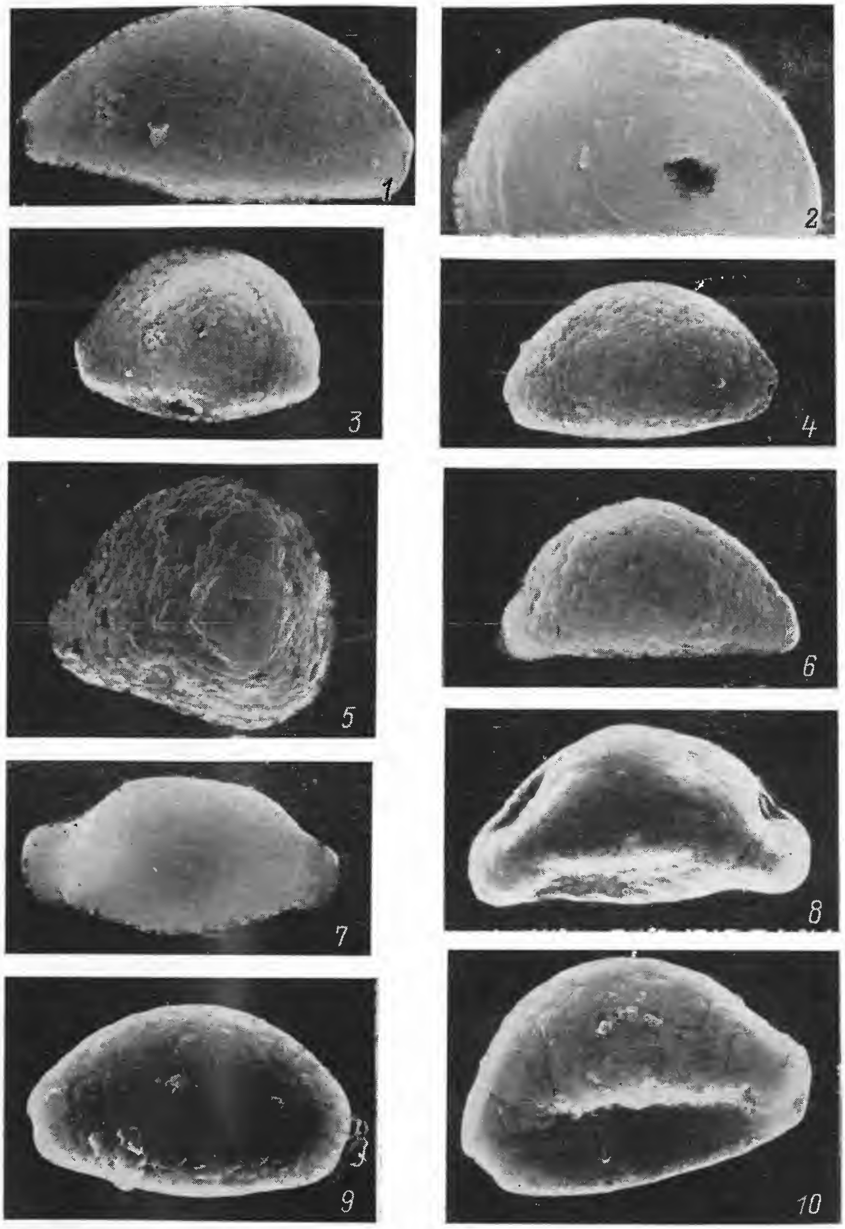


Таблица II. Пыльцевые зерна рода *Itea* (СЭМ).

Современные — *1—6*: *1* — *I. virginica*, экваториальная проекция, ×4000; *2* — пора, ×6600; *3* — *I. maesiaefolia*, экваториальная проекция, ×4000; *4* — *I. macrophylla*, экваториальная проекция, ×4000; *5* — пора, ×6600; *6* — *I. nutans*, экваториальная проекция, ×4000. Ископаемые — *7—10*: *7* — *I. menhei* Rylova sp. nov., полярная проекция, ×4000; *8* — экваториальная проекция, ×4000; *9* — *I. bielorussica* Rylova sp. nov., экваториальная проекция, ×4000; *10* — *I. miocenica* Rylova sp. nov., экваториальная проекция, ×4000.

К ст. Е. Г. Лупикиной, Г. К. Хурсевич, С. П. Озорниной, с. 743

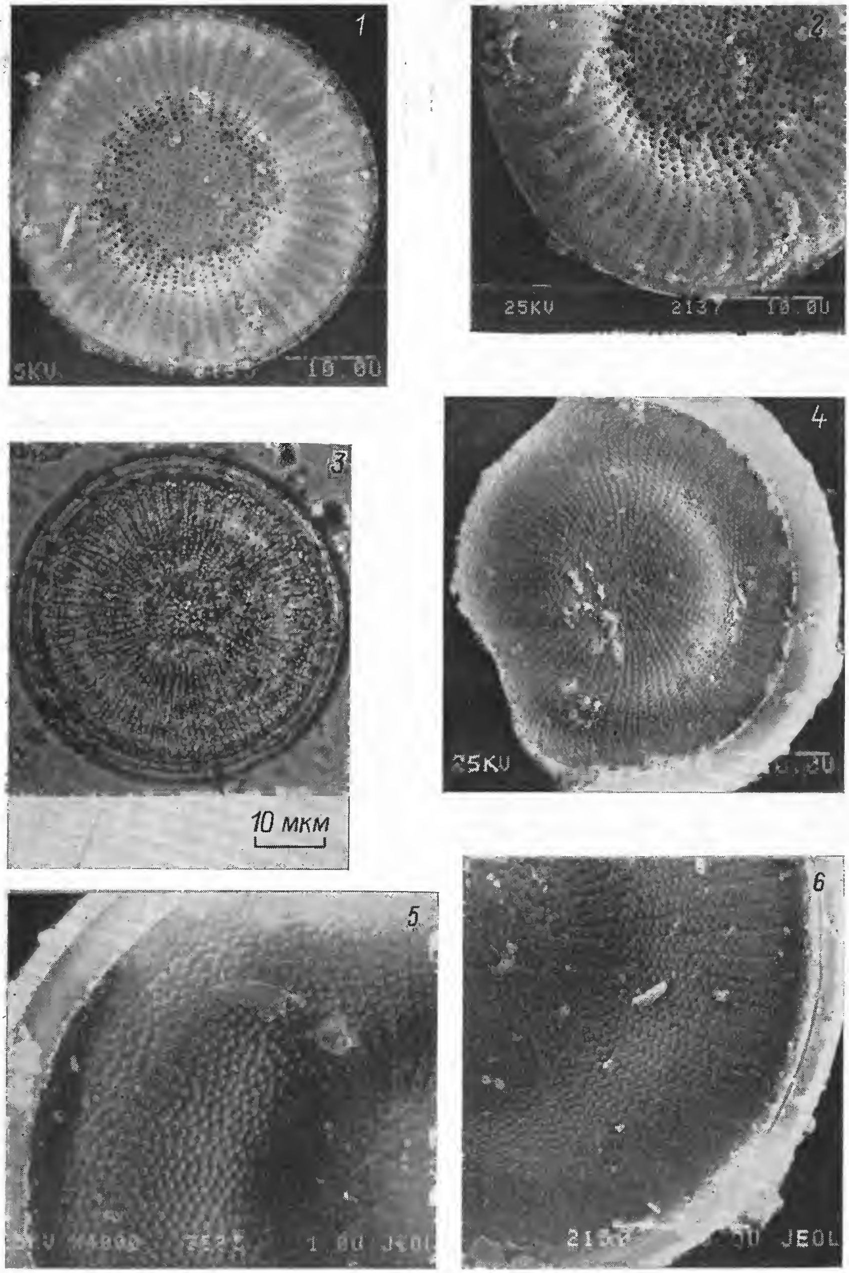


Таблица. *Stephanodiscus nativus* Lupik., Churs. et Ozorn. sp. nov.

1 — структура наружной поверхности створки; *2* — фрагмент наружной поверхности створки и ее загиба; *3* — общий вид створки; *4—6* — фрагменты внутренней поверхности створки с группой центральных выростов с тремя опорами близ центра, с несколькими двугубыми выростами на границе с загибом створки и кольцом краевых выростов с тремя опорами на загибе. *1*, *2*, *4—6* — СЭМ; *3* — СМ.

CONTENTS

Page

Masurenko M. T. Moskalyuk T. A. Ontogeny of *Chosenia arbutifolia* (*Salicaceae*) in the Magadan region 601
Kurkin K. A. Phytocoenotical competition. The effect of competition on ecotopic distribution of species 614
Yastrebov A. B. The formation of the spatial structure of herbaceous cover by willows 627
Buhalo M. A. Systematic structure of aboriginal flora in the region of the Central Black Earth Zone in connection with its floristic subdivision into districts 638
Nikolaeva M. G. The characters of seed germination of plants in the subclasses *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* and *Asteridae* 651
Gerasimenko T. V., Popova I. A., Alexandrova N. M. On the characterization of photosynthetic apparatus and photosynthesis in plants of arctic tundra (the Wrangel island) 669

COMMUNICATIONS 680

Proskurin K. P. On oligocene flora of the Chun-Chej village in the Sverdlovsk region 680
Nikolaevskaya T. S. Epidermis structure of bracts in grass florets under scanning electron microscope 684
Rylova T. B. Morphological features of pollen in some fossil and extant species *Itea* (*Iteaceae*) 694
Mordvinov A. N. The finding of *Pohlia nutans* (*Bryaceae*) with teratological changes of sporogons 699
Seilova L. B., Abdurakhmanov A. A., Kamaletdinova F. I. Apomixis in inbred lines of the species of the genus *Beta* (*Chenopodiaceae*) 700
Kamelin R. V., Tokmatchova N. D., Chalimov A. *Calophaca grandiflora* (*Fabaceae*) in vegetational cover of the Darvaz region 702
Sokolov P. A., Shestakova E. V., Zakamsky V. A. Biological and morphological characters of herbaceous perennials in birch forests with lime and commongoutweed in the area of the Mari Autonomous Soviet Socialist Republic 714
Safronova I. N., Sokolova M. V. Comparative characteristics of four concrete floras of the Byrranga mountains (Taimyr) 718
Udalova R. A. On the life-form of *Rhipsalis* (*Cactaceae*) 731
Sergeichick S. A., Gvardiyan V. N., Sergeichick A. A., Myshkovets E. N., Hodasevich E. V. The effect of atmosphere pollutants on photosynthesis of woody plants 736

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 742

Lupikina E. G., Khursevich G. K., Ozornina S. P. *Stephanodiscus nativus*, the new species of *Bacillariophyta* from the upper-Cenozoic deposits of the Central Kamchatka 742
Vinogradova K. L., Jacovleva T. A. On the systematic position of the species *Petrocelis hennedyi* and *P. polygyna* (*Rhodophyta*, *Cruoriaceae*) 744

FLORISTIC FINDINGS 754

Necratova N. A., Vydrina S. N., Mikhailova S. I., Necratov N. F., Sigarjova L. B. New and rare plants for Kuznetsky Alatau. Dicotyledonous primary-chlamydous freepetaleous and secondary-chlamydous plants 754
Puzyrjev A. N. New and rare adventive plants of Udmurtiya (according to investigations of 1981—1986) 761
Ibragimov A. Sh., Movsumova F. K. On two genera of flowering plants new for the Nakhichevan Autonomous Soviet Socialist Republic 766

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 767

Makarevich P. R., Druzkov N. V. The device for the algal nanoplankton investigation 767

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Мазуренко М. Т., Москалюк Т. А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (*Salicaceae*) в Магаданской области . . . 601
Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов . . . 614
Ястребов А. Б. Формирование ивами пространственной структуры травянистого покрова . . . 627
Бухало М. А. Систематическая структура аборигенной флоры областей Центрального Черноземья в связи с его флористическим районированием . . . 638
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* и *Asteridae* . . . 651
Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) . . . 669

СООБЩЕНИЯ . . . 680

Проскурин К. П. Об олигоценовой флоре деревни Чунь-Чеж в Свердловской области 680
Николаевская Т. С. Строение эпидермы цветковых чешуй некоторых видов злаков в сканирующем электронном микроскопе . . . 684
Рылова Т. Б. Морфологические особенности пыльцы некоторых ископаемых и современных видов *Itea* (*Iteaceae*) . . . 694
Мордвинов А. Н. Находка *Pohlia nutans* (*Bryaceae*) с тератологическими изменениями спорогонов . . . 699
Сеилова Л. Б., Абдурахманов А. А., Камалетдинова Ф. И. Апомиксис у инбредных линий видов рода *Beta* (*Chenopodiaceae*) . . . 700
Камелин Р. В., Токмачева Н. Д., Халимов А. *Calophaca grandiflora* (*Fabaceae*) в растительном покрове Придарвазья . . . 702
Соколов П. А., Шестакова Э. В., Закамский В. А. Биолого-морфологические особенности травянистых многолетников липово-снытевых березняков в условиях Марийской АССР . . . 714
Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) . . . 718
Удалова Р. А. О жизненной форме *Rhipsalis* (*Cactaceae*) . . . 731
Сергейчик С. А., Гвардиян В. Н., Сергейчик А. А., Мышковец Е. Н., Ходасевич Э. В. Влияние атмосферных загрязнителей на фотосинтез древесных растений . . . 736

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 742

Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К., Озорнина С. П. *Stephanodiscus nativus* — новый вид *Bacillariophyta* из верхнекайнозойских отложений Центральной Камчатки . . . 742
Виноградова К. Л., Яковлева Т. А. О систематическом положении *Petrocelis hennedyi* и *P. polygyna* (*Rhodophyta*, *Cruoriaceae*) . . . 744

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 754

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И., Некратов Н. Ф., Сигарева Л. Б. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободнолепестные и вторичнопокровные . . . 754
Пузырёв А. Н. Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981—1986 гг.) . . . 761
Ибрагимов А. Ш., Мовсумова Ф. К. О двух новых для Нахичеванской АССР родах цветковых растений . . . 766

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 767

Макаревич П. Р., Дружков Н. В. Приспособление для изучения нанопланктонных водорослей . . . 767

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 5. 601—768.